VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА в южной части Баренцева моря



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
КОЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ им. С. М. КИРОВА
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
Труды, выпуск 11 (15)

Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва · Ленинград
1966

УДК 577.475 + 581.526.323 (268.41-13)

СОДЕРЖАНИЕ

М. И. Роухияйнен. Качественный состав фитопланктона Баренцева моря 3
М. И. Роухияйнен. Вертикальное распределение фитопланктона в южной части Баренцева моря 24
Э. А. Зеликман. Заметки о составе и распределении зоопланктона в юго-восточной части Баренцева моря в августе—октябре 1959 г. 34
И. К. Ржепишевский. К вопросу о распространении балянусов в юго-восточной части Баренцева моря 50
Н. А. Пахомова. Десятиногие раки (Decapoda Crustacea) южной части Баренцева моря 58
В. Е. Стрельцов. Количественное распределение многощетинковых червей (Polychaeta) в южной части Баренцева моря 71
М. В. Пропп. Донные сообщества ламинарий и литотамния в верхней сублиторали Восточного Мурмана 92
В. Е. Стрельцов. Биология питания плотоядного многощетинкового червя Harmothoe imbricata (L.) в Дальнезеленецкой губе Баренцева моря . . . 115
Т. А. Матвеева. Биология некоторых видов рода Buccinum на Восточном Мурмане 122
Л. Е. Позднякова, В. Н. Виноградов. Некоторые особенности распределения гидрохимических элементов в юго-восточной части Баренцева моря в августе—сентябре 1959 г. 140

Ответственный редактор
Ю. И. ГАЛКИН

Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря

*Утверждено к печати
Мурманским морским биологическим институтом
Кольского филиала им. С. М. Кирова Академии наук СССР*

Редактор издательства *Л. М. Маковская*
Художник *В. В. Грибакин.* Технический редактор *Г. А. Бессонова*
Корректоры *Н. И. Феноменова* и *Г. И. Яковлева*

Сдано в набор 20/VIII 1966 г. Подписано к печати 21/XII 1966 г. РИСО АН СССР № 142-104В. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бум л. 4$^7/_8$. Печ. л. 9$^3/_4$=13,65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14,58. Изд. № 2817. Тип. зак. № 1158. М-16040. Тираж 1100. Бумага типографская № 2. *Цена 98 коп.*

Ленинградское отделение издательства «Наука». Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

2-10-4
1086-66

М. И. Роухияйнен

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Составление списка видов фитопланктона южной части Баренцева моря усложнялось тем, что в литературе до сих пор отсутствует полный список видов, известных для Баренцева моря. В связи с этим было признано необходимым на основе литературных данных и собственных исследований дать общий список таксонов фитопланктона этого водоема.

В ряде случаев виды, роды и даже более крупные таксоны приведены различными исследователями под разными названиями. Поэтому виды, найденные нами, казалось, впервые для Баренцева моря, при тщательном анализе списков предыдущих авторов во многих случаях оказались уже отмеченными под двумя, тремя устаревшими наименованиями, не принятыми в современной таксономии. Например, в старой литературе фигурировали роды *Diplopsalis*, *Diplopsalopsis*, *Diplopeltopsis*, *Heterocapsa*, *Spirodinium*, *Entzia*, *Peridiniopsis*, *Minuscula*, *Steiniella*, *Pouchetia*, которые в монографиях Шиллера (Schiller, 1933—1937) и Киселева (1950) сведены к синонимам. Ряд видов, относящихся к родам *Dinophysis*, *Amphidinium*, *Gymnodinium*, *Glenodinium*, перенесен в другие роды. Многие виды, относившиеся к группе *Flagellatae*, включены теперь в иные типы водорослей. Например, *Carteria marina* Wulff и *Meringosphaera mediterranea* Lohm., найденные Вульфом (Wulff, 1916) и отнесенные к флагеллятам, входят первый — в тип *Chlorophyta*, второй — в *Xanthophyta*. *Phaeocystis Pouchetii* (Hariot) Lagerh. и *Dinobryon pellucidum* Levander, отнесенные А. К. Линко (1907) к флагеллятам, в настоящее время выделены в тип *Chrysophyta*. Такой вид, как *Halosphaera viridis* Schmitz, в прошлом считали зеленой водорослью (Линко, 1907), теперь он числится в типе *Xanthophyta* или *Heterocontae*, и т. д. В связи с этим возникла необходимость произвести ревизию списков видов, приведенных в старой литературе, и дать единый список для Баренцева моря с названиями, соответствующими современной систематике (Hustedt, 1927—1937; Schiller, 1933—1937; Диатомовый анализ, 1949—1950; Киселев, 1950). Такая ревизия поможет не только правильно проанализировать видовой состав южной части Баренцева моря, но и облегчит любые дальнейшие систематические исследования.

Альгологическая литература по Баренцеву морю немногочисленна и охватывает работы раннего периода исследований (Палибин, 1903—1906; Линко, 1907, 1912, 1915; Meunier, 1910; Дерюгин, 1915; Wulff, 1916; Schulz u. Wulff, 1927, 1929; Киселев, 1928, 1930; Усачев, 1935, 1947).

Общий список видов, составленный для Баренцева моря по этим источникам и нашим наблюдениям, включает 267 таксонов (см. таблицу). Среди них, исключая 13 сомнительных, морских пелагических — 214, сублиторальных и пресноводных — 40. Весь фитопланктон представлен

Качественный состав фитопланктона Баренцева моря *

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
		Морские планктонные		
		Тип Chrysophyta		
+1	Неритический	*Dinobryon balticum* Lemm.	*Dinobryon pellucidum* (Schütt.) Lemm. (Линко, 1907, 1912; Meunier, 1910; Дерюгин, 1915; Wulff, 1916; Schulz u. Wulff, 1927, 1929; Усачев, 1935).	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907—1912); Дерюгин (1915); Вульф (Wulff, 1916); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935).
2	»	*D. belgicae* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
3	Океанический	*Coccolithus pelagicus* (Wallich)	*Coccolitophora pelagica* (Wallich) Lohm. (Wulff. 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
+4	Неритический	*Phaeocystis Pouchetii* (Hariot) Lagerh.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Вульф (Wulff, 1916); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+5	Океанический	*Distephanus speculum* (Ehr.) Haeckel var. *speculum*	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
6	»	*D. speculum* (Ehz.) var. *regularis* Lemm.	—	Палибин (1903—1906).
		Тип Bacillariophyta		
+7	Неритический	*Melosira arctica* (Ehr.) Dickie	—	Усачев (1935); Камшилов, Зеликман. Роухияйнен (1958).
8	»	*M. sulcata* Ehr.	*Paralia sulcata* (Ehr.) Cl. (Линко, 1907).	Линко (1907).

Примечание. + — Баренцевоморские виды, найденные в исследуемом нами районе; ++ — виды, впервые обнаруженные нами в Баренцевом море; ? — отсутствие характеристики.

* В список включены далеко не все 476 сублиторальных видов, обнаруженных О. С. Короткевич (1960) в Баренцевом море; включены только те, которые нами были найдены в планктоне.

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
+9	Неритический	*Sceletonema costatum* (Grev.) Cl.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Вульф (Wulff, 1916); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+10	»	*Porosira glacialis* (Grun.) Jörg.	*Lauderia glacialis* Gran (Палибин, 1903—1906; Линко, 1907; Meunier, 1910; Дерюгин, 1915).	Палибин (1903—1906); Линко (1907); Менье (Meunier, 1910); Дерюгин (1915); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+11	»	*Coscinosira polychorda* Grun.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
12	»	*C. Oestrupii* Ostf.	—	Усачев (1935).
+13	»	*Thalassiosira Nordenskiöldii* Cl.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+14	»	*Th. decipiens* (Grun.) Jörg.	—	Линко (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
++15	»	*Th. hyalina* (Grun.) Gran	—	Роухияйнен (1962).
+16	»	*Th. gravida* Cl.	—	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
17	»	*Th. bioculata* (Grun.) Ostf.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907); Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935); Роухияйнен (1962).
18	»	*Th. excentrica* (Ehr.) Cl.	*Coscinodiscus excentricus* Ehr. (Meunier, 1910; Усачев, 1935).	Менье (Meunier, 1910); Линко (1915); Усачев (1935).

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
19	Неритический	*Coscinodiscus curvatulus* Grun.	—	Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935).
+20	»	*C. radiatus* Ehr.	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
+21	»	*C. concinnus* W. Sm.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Усачев (1935).
22	»	*C. centralis* Ehr.	*C. subbulliens* Jörg. (Линко, 1912; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Линко (1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
+23	Океанический	*C. oculus iridis* Ehr.	—	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Усачев (1935).
24	Неритический	*Actinoptychus undulatus* (Bail.) Ralfs	—	Усачев (1935).
25	»	*Actinocyclus Ehrenbergii* Ralfs	—	Усачев (1935).
+26	»	*Bacterosira fragilis* Gran	*Lauderia fragilis* Gran (Палибин, 1903—1906).	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+27	Океанический	*Corethron hystrix* Hensen	*C. criophilum* Castr. (Линко, 1907; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
++28	»	*C. pelagicum* Brun	—	Роухияйнен (отмечается впервые).
++29	Неритический	*Lauderia borealis* Gran	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
30	»	*Detonula confervacea* (Cl.) Gran	—	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928).
+31	»	*Leptocylindrus danicus* Cl.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958), Роухияйнен (1962).
+32	»	*Rhizosolenia fragilissima* Bergon	*Rh. faeroensis* Ostf. (Киселев, 1928).	Линко (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
33	Неритический	*Rhizosolenia Stolterfothii* Perag.	—	Менье (Meunier, 1910).
34	Океанический	*Rh. imbricata* var. *Shrubsolei* (Cl.) Schröder	*Rh. Shrubsolei* Cl. (Meunier, 1910; Киселев, 1928).	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928).
+35	»	*Rh. styliformis* Bright.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+36	Неритический	*Rh. setigera* Bright.	—	Линко (1907); Вульф (Wulff, 1916; Schulz u. Wulff, 1927); Киселев (1928); Усачев (1935).
+37	Океанический	*Rh. hebetata* f. *semispina* (Hensen) Gran	*Rh. semispina* Hensen (Палибин, 1903—1906; Линко, 1907, 1912; Wulff, 1916; Киселев, 1928).	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Вульф (Wulff, 1916); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Киселев (1928); Усачев (1935).
38	»	*Rh. hebetata* f. *hiemalis* Gran	—	Линко (1907).
+39	»	*Rh. alata* Bright. var. *alata*	*R. alata* Bright. f. *genuina* (Киселев, 1928).	Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
40	»	*Rh. alata* f. *inermis* (Castr.) Hust.	*Rh. obtusa* Hensen (Линко, 1907, 1912; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928).
+41	»	*Chaetoceros atlanticus* Cl.	*Ch. atlanticus* f. *audax* Gran (Дерюгин, 1915).	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+42	»	*Ch. densus* Cl.	—	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
43	Неритический	*Ch. danicus* Cl.	—	Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935).
+44	Океанический	*Ch. borealis* Bail.	—	Палибин (1903—1906); Меньє (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+45	»	*Ch. concavicornis* Mangin	—	Линко (1907, 1912, 1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
46	»	*Ch. concavicornis* Mangin f. *volans* (Schütt) Hust.	—	Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929).
+47	»	*Ch. convolutus* Castr.	*Ch. criophilus* Cl. (Линко, 1907, 1912; Киселев, 1928).	Палибин (1903—1906); Меньє (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
++48	»	*Ch. decipiens* Cl.	—	Палибин (1903—1906); Меньє (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+49	Неритический	*Ch. mitra* (Bail). Cl.	—	Меньє (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+50	»	*Chaetoceros teres* Cl.	—	Меньє (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
+51	Неритический	*Ch. compressus* Lauder.	*Ch. contortum* Schütt (Палибин, 1903—1906; Meunier, 1910; Линко, 1907, 1912, 1915; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+52	»	*Ch. constrictus* Gran	—	Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+53	»	*Ch. affinis Lauder* var. *affinis*	*Ch. Willei* Gran (Киселев, 1928) = *Ch. affinis* var. *Willei* (Gran) Hust.	Киселев (1928); Усачев (1935).
+54	»	*Ch. affinis* var. *Schüttii* Cl.	—	Менье (Meunier, 1910).
+55	»	*Ch. laciniosus* Schütt	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928;) Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
56	»	*Ch. brevis* Schütt	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Усачев (1935).
+57	»	*Ch. subsecundus* (Grun.) Hust.	*Ch. diadema* (Ehr.) Gran. (Meunier, 1910; Линко, 1907, 1912; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
++58	»	*Ch. coronatus* Gran	—	Отмечается впервые.
59	»	*Ch. holsaticus* Schütt	*Ch. leve* Schütt (Линко, 1907, 1912; Дерюгин, 1915).	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928).
+60	»	*Ch. similis* Cl.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915).
61	»	*Ch. subtilis* Cl.	—	Менье (Meunier, 1910).
62	»	*Ch. Wighami* Bright.	*Ch. bottnicum* Cl. (Линко, 1907, 1912; Дерюгин, 1915).	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Усачев (1935).
63	»	*Ch. filiformis* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
++64	»	*Ch. crinitus* Schütt	—	Отмечается впервые.

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
65	Неритический	*Ch. ingolfianus* Ostf.	—	Менье (Meunier, 1910); Роухияйнен (1962).
+66	»	*Ch. karianus* Grun.	—	Усачев (1935).
67	»	*Ch. fragilis* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
68	»	*Ch. curvisetus* Cl.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935).
+69	»	*Ch. debilis* Cl.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
70	»	*Ch. radicans* Schütt	*Ch. soolopendra* Cl. (Линко, 1907, 1912).	Линко (1907, 1912).
+71	»	*Ch. furcellatus* Bail	—	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухийянен (1962).
+72	»	*Ch. socialis* Lauder	—	Палибин (1903—1906); Линко (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
73	»	*Ch. radians* Schütt	—	Киселев (1928).
74	»	*Ch. simplex* Ostf.	—	Усачев (1935).
75	»	*Ch. gracilis* Schütt	—	Киселев (1928).
+76	»	*Eucampia zoodiacus* Ehr.	*E. groenlandica* Cl. (Палибин, 1903—1906; Meunier, 1910).	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935); Роухияйнен (1962).
77	»	*Cerataulina Bergonii* Perag.	—	Вульф (Wulff, 1916).
+78	»	*Fragilaria islandica* Grun.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928); Усачев (1935).
+79	»	*F. oceanica* Cl. var. *oceanica*	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
+80	Неритический	*F. oceanica* Cl. f. *circularis* Grun.	—	Палибин (1903—1906); Дерюгин (1915).
81	»	*F. californica* Grun.	—	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915).
82	»	*F. cylindrus* Grun.	—	Палибин (1903—1906).
+83	»	*Thalassionema nitzschioides* Grun.	*Thalassiothrix nitzschioides* Grun. (Линко, 1912, 1915; Киселев, 1928). *Thalassiosira nitzschioides* Gran * (Дерюгин, 1915).	Линко (1912, 1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+84	Океанический	*Thalassiothrix longissima* Cl. u. Grun.	—	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
85	Неритический	*Th. Frauenfeldii* Grun.	—	Палибин (1903—1906).
++86	»	*Asterionella kariana* Grun.	—	Отмечается впервые.
87	»	*Achnanthes taeniata* Grun.	—	Менье (Meunier, 1910).
88	»	*Stauroneis membranacea* (Cl.) Meunier	*Stauropsis membranacea* (Cl.) Meunier (Meunier, 1910).	Менье (Meunier, 1910).
++89	»	*S. Granii* Jörg.	*Navicula Granii* (Jörg.) Gran (Роухияйнен, 1962).	Роухияйнен (1962).
90	»	*Navicula septentrionalis* (Grun.) Gran	*Stauropsis septentrionalis* Grun. (Meunier, 1910).	Палибин (1903—1906); Линко (1907); Менье (Meunier, 1910).
+91	»	*N. Vanhöffenii* Gran	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907); Дерюгин (1915); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
++92	»	*N. pelagica* Cl.	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
++93	Океанический	*Amphiprora hyperborea* (Grun.) Gran	—	Линко (1907); Роухияйнен (1962).
++94	Неритический	*Bacillaria paradoxa* Gmelin	—	Отмечается впервые.
+95	»	*Nitzschia seriata* Cl.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).

* Очевидно, название ошибочное.

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
96	Неритический	*N. delicatissima* Cl.	—	Киселев (1928).
97	»	*N. (recta* var.?) *polaris* Grun.	*N. polaris* Grun. (Палибин, 1903—1906).	Палибин (1903—1906).
98	»	*N. frigida* Grun.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907); Усачев (1935).
+99	»	*N. closterium* (Ehr.) W. Sm.	—	Палибин (1903—1906); Вульф (Wulff, 1916); Усачев (1935); Роухияйнен (1962).
100	?	*Campylodiscus angularis* Greg	—	Менье (Meunier, 1910).
		Тип Xanthophyta		
+101	Океанический	*Halosphaera viridis* Schmitz	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
102	?	*Meringosphaera mediterranea* Lohm.	—	Вульф (Wulff, 1916).
103	?	*M. radians* Lohm.	—	Вульф (Wulff, 1916).
		Тип Pyrrophyta		
104	Неритический	*Exuviaella baltica* Lohm. var. *baltica*	—	Вульф (Wulff, 1916); Усачев (1935).
105	»	*E. marina* var. *lima* Schiller	*E. lima* Bütsch. (Дерюгин, 1915).	Дерюгин (1915).
++106	Океанический	*Prorocentrum dentatum* Stein	—	Отмечается впервые.
+107	Неритический	*Phalacroma irregulare* Lebour	—	Усачев (1935).
+108	Океанический	*Ph. rotundatum* (Clap. u. Lachm.) Kof. u. Michener	*Dinophysis rotundata* Clap. u. Lachm. (Meunier, 1910; Линко, 1907, 1912; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
109	?	*Dinophysis semen* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910),

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
++110	Океанический	*D. sphaerica* Stein	—	Роухияйнен (1962).
111	»	*D. ovum* Schütt	—	Усачев (1935).
+112	Неритический	*D. arctica* Mereschkowsky	—	Дерюгин (1915); Усачев (1935).
+113	»	*D. acuminata* Clap. u. Lachm.	—	Линко (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
++114	»	*D. cassubica* Woloszynska	—	Отмечается впервые.
115	?	*D. Meuniere* Schiller	—	Менье (Meunier, 1910).
+116	Неритический	*D. Norvegica* Clap. u. Lachm. var. *Norvegica*	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
117	»	*D. Norvegica* var. *crassior* f. *levis* Kisselew	—	Киселев (1928).
+118	Океанический	*D. acuta* Ehr.	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927); Киселев (1928).
119	?	*Amphidinium extensum* Wulff	*Gymnodinium vestifici* Schütt (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
120	Неритический	*A. longum* Lohm.	—	Вульф (Wulff, 1916).
+121	»	*A. sphaeroides* Wulff	—	Вульф (Wulff, 1916); Роухияйнен (1962).
122	»	*Gymnodinium arcticum* Wulff	—	Вульф (Wulff, 1916); Усачев (1935).
123	»	*G. gracile* Bergh	—	Дерюгин (1915).
124	»	*G. rhomboides* Schütt	—	Дерюгин (1915).
125	»	*G. vestifici* Schütt	—	Вульф (Wulff, 1916).
++126	»	*G. wulffii* Schiller	—	Отмечается впервые.
+127	»	*G. Lohmanii* Lohm.	—	Вульф (Wulff, 1916); Усачев (1935); Роухияйнен (1962).
128	Океанический	*Torodinium robustum* Kof. u. Swezy	*Gymnodinium teredo* Pouch. (Дерюгин, 1915) = *Torodinium teredo* (Pouchet) Kof. u. Swezy	Дерюгин (1915).
129	Неритический	*Massartia rotundata* (Lohm.) Schiller	*Amphidinium rotundatum* Lohm. (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
++130	»	*Gyrodinium fusiforme* Kof. u. Swezy	—	Отмечается впервые.

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
++131	Неритический	*G. lachryma* (Meunier) Kof. u. Swezy	—	Отмечается впервые.
132	»	*Gyrodinium nasutum* (Wulff) Schiller	*Spirodinium nasutum* Wulff (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
133	»	*G. pellucidum* (Wulff) Schiller	*Gymnodinium pellucidum* Wulff (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
+134	Неритическо-океанический	*G. pingue* (Schütt) Kof. u. Swezy	*Spirodinium varians* Wulff (part) (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
135	Неритический	*G. varians* (Wulff) Schiller	*Spirodinium varians* Wulff (part) (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
136	»	*G. prunus* (Wulff) Lebour	*Spirodinium prunus* Wulff (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
137	Неритическо-океанический	*G. spirale* (Bergh) Kof. u. Swezy	*Spirodinium spirale* Schütt (Дерюгин, 1915; Wulff, 1916).	Дерюгин (1915); Вульф (Wulff, 1916).
138	»	*G. spirale* (Bergh) Kof. u. Swezy	*Spirodinium maximum* Wulff (Wulff, 1916).	—
139	Неритический	*G. Wulffii* Schiller	*Spirodinium Schüttii* Lemm. (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
140	»	*Cochlodinium archimedes* (Pouchet) Lemm.	—	Дерюгин (1915).
141	»	*C. Brandtii* Wulff	—	Вульф (Wulff, 1916).
+142	Океанический	*C. geminatum* (Schütt) Schütt	—	Вульф (Wulff, 1916).
+143	»	*Glenodinium lenticula* (Bergh) Schiller	*Diplopsalis lenticula* (Bergh) (Meunier, 1910; Линко, 1907, 1912; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928; Усачев, 1935).	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
144	Неритический	*G. lenticula* (Bergh) f. *minor* (Pauls.) Pavill.	*Diplopeltopsis minor* (Pauls.) Pavill. (Усачев, 1935).	Усачев (1935).
+145	»	*G. rotundum* (Lebour) Schiller	*Peridiniopsis rotunda* Lebour var. *major* Usatchev (Усачев, 1935).	Усачев (1935).
+146	»	*G. danicum* Pauls.	—	Менье (Meunier, 1910).
++147	»	*Peridinium bulla* Meunier	—	Отмечается впервые.
148	?	*G. elongatum* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
+149	?	*G. robustum* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
+150	Неритический	*G. trochoideum* (Stein) Lemm.	*Glenodinium* (*acuminatum*) *trochoideum* Stein (Линко, 1912).	Линко (1912); Роухияйнен (1962).
151	?	*G. verrucosum* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
152	Неритический	*G. orbiculara* Pauls.	*Diplopsalopsis orbiculare* (Pauls.) (Meunier, 1910).	Менье (Meunier, 1910).
153	»	*G. thorianum* Pauls.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928).
+154	»	*G. triquetrum* (Ehr.) Lebour	*Heterocapsa triquetra* Stein (Дерюгин, 1915).	Дерюгин (1915); Роухияйнен (1962).
++155	Океанический	*Peridinium globulus* Stein var. *globulus*	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
156	»	*P. globulus* Stein var. *quarnerense* Schröder	*P. cerasus* Pauls. (Киселев, 1928; Усачев, 1935).	Киселев (1928); Усачев (1935).
+157	»	*P. globulus* Stein. var. *ovatum* (Pouchet) Schiller	*P. ovatum* (Pouchet) Schütt (Палибин, 1903—1906; Линко, 1907, 1912, 1915; Дерюгин, 1915; Киселев, 1928).	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935).
+158	Неритический	*P. Granii* Ostf.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935).
+159	»	*P. minusculum* Pavill.	*Glenodinium bipes* Pauls. (Meunier, 1910). *Minuscula bipes* (Pauls.) (Усачев, 1935).	Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
160	Океанический	*P. pyriforme* Pauls.	—	Киселев (1928).
161	Неритический	*P. Steinii* Jörg.	—	Менье (Meunier, 1910).
162	Океанический	*P. breve* Pauls.	—	Киселев (1928); Усачев (1935).
+163	Неритический	*P. brevipes* Pauls.	—	Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
164	Океанический	*P. monacanthum* Broch	*P. complanatum* Meunier (Meunier, 1910; Киселев, 1930).	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1930).
165	Неритический	*P. curvipes* Ostf.	—	Усачев (1935).
+166	»	*P. islandicum* Pauls.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
+167	Океанический	*P. pallidum* Ostf.	—	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+168	Неритический	*P. pellucidum* (Bergh) Schütt	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+169	Океанический	*P. crassipes* Kof.	*P. curtipes* Jörg. (Усачев, 1935).	Киселев (1928); Усачев (1935).
170	Неритический	*P. divergens* Ehr.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
+171	»	*Peridinium conicoides* Pauls.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928).
+172	»	*P. conicum* (Gran) Ostf.	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
173	»	*P. pentagonum* Gran	—	Линко (1915); Киселев (1928).
+174	Океанический	*P. subinerme* Pauls.	—	Менье (Meunier, 1910); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935).
175	»	*P. depressum* Bail.	*P. parallelum* Broch (Киселев, 1928).	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
176	»	*P. oceanicum* Vanh.	—	Киселев (1928).
177	?	*P. saltans* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928).
178	Неритический	*P. decipiens* Jörg.	—	Линко (1907).
++179	»	*P. ventralis* Abe	—	Отмечается впервые.
++180	»	*P. hirobis* Abe	—	Отмечается впервые.
181	»	*P. roseum* Pauls.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1929); Усачев (1935).
182	?	*P. belgicum* Wulff	—	Вульф (Wulff, 1916); Усачев (1935).
183	?	*P. gravidum* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928).

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
184	?	*P. sphaericum* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
185	Неритический	*P. granisparsum* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
+186	»	*Goniaulax triacantha* Jörg.	*G. triacantha* Jörg. f. *minor* Kisselew (Киселев, 1928).	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928).
+187	»	*G. catenata* (Levander) Kof.	*Amilax catenata* (Levander) (Meunier, 1910).	Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935).
++188	»	*G. cochlea* Meunier	—	Отмечается впервые.
++189	»	*G. diegensis* Kof.	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+190	»	*G. digitale* (Pouchet) Kof.	—	Усачев (1935).
+191	Неритическо-океанический	*G. polygramma* Stein	—	Менье (Meunier, 1910).
+192	Неритический	*G. spinifera* (Calp. u. Lachm.) Diesing	—	Линко (1907); Дерюгин (1915); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
193	Океанический	*G. fragilis* (Schütt) Kof.	*Steiniella fragilis* Schütt (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
++194	Неритический	*G. tamarensis* Lebour	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+195	»	*Protoceratium reticulatum* (Clap. u. Lachm.) Bütschli	—	Линко (1907, 1912, 1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
+196	Неритическо-океанический	*Ceratium furca* (Ehr.) Clap. u. Lachm.	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+197	»	*C. lineatum* (Ehr.) Cl.	—	Линко (1912); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+198	Океанический	*C. fusus* (Ehr.) Dujardin	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+199	»	*C. tripos* (O. Müll.) Nitzsch. var. *tripos*	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
				(1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
200	Океанический	*C. tripos* (O. Müll.) var. *atlantica* Ostf.	—	Усачев (1935).
201	Неритический	*C. tripos* (O. Müll.) var. *baltica* Schütt.	—	Усачев (1935).
202	»	*C. tripos* (O. Müll.) *baltica* Schütt f. *hiemale* Pauls.	—	Усачев (1935).
203	?	*C. compressus* Gran	—	Линко (1915).
+204	Океанический	*C. bucephalum* (Cl.) Cl.	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927; 1929); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+205	»	*C. longipes* (Bail.) Gran	—	Менье (Meunier, 1910); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+206	»	*C. arcticum* (Ehr.) Cl.	—	Палибин (1903—1906); Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
+207	»	*C. horridum* Gran	—	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915).
+208	»	*C. macroceros* (Ehr.) Cl.	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Шульц и Вульф (Schulz u. Wulff, 1927, 1929); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
209	»	*Goniodoma Ostenfeldii* Pauls.	—	Усачев (1935).
++210	»	*Oxytoxum gladiolus* Stein	—	Отмечается впервые.
211	?	*Rhodomonas pelagicus* Lohm.	—	Вульф (Wulff, 1916).
212	?	*Warnovia Schütti* (Kof. u. Swezy) Schiller	*Pouchetia rosea* (Pouchet) Schütt (Дерюгин, 1915).	Дерюгин (1915).
213	—	*Warnovia* sp.	*Pouchetia* sp. (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
		Тип Chlorophyta		
214	Неритический	*Carteria marina* Wulff	—	Вульф (Wulff, 1916).
215	»	*Platimonas cardiformis* (Dill) Korsch.	*Carteria cardiformis* (Carter) Dill (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
		Сублиторальные и пресноводные		
		Тип Bacillariophyta		
+216		*Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag.	—	Менье (Meunier. 1910); Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915); Киселев (1928); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+217		*M. dubia* Ktz.	—	Короткевич (1960).
+218		*M. moniliformis* (O. Müll.) Ag.	*M. Borreri* Grev. (Meunier, 1910; Киселев, 1928).	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
++219		*M. granulata* (Ehr.) Ralfs	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
++220		*M. islandica* O. Müll.	—	Отмечается впервые.
221		*Cyclotella caspia* Grun.	*Thalassiosira nana* Lohm. (Wulff, 1916).	Вульф (Wulff, 1916).
++222		*Triceratium* sp.	—	Отмечается впервые.
223		*Biddulphia granulata* Roper.	—	Усачев (1935).
+224		*B. aurita* (Lyngb.) Breb.	—	Линко (1907, 1912, 1915); Дерюгин (1915); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
+225		*Isthmia nervosa* Ktz.	—	Менье (Meunier, 1910); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958).
226		*I. enervis* Ehr.	—	Менье (Meunier, 1910).
+227		*Rhabdonema minutum* Ktz.	—	Менье (Meunier, 1910); Киселев (1928).
+228		*I. arcuatum* (Lyngb.) Ktz.	—	Линко (1912); Киселев (1928); Усачев (1935); Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Роухияйнен (1962).
229		*Striatella unipunctata* (Lyngb.) Ag.	—	Линко (1907).

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
230		*Grammatophora arctica* Cl.	—	Усачев (1935).
+231		*G. arcuata* Ehr.	—	Короткевич (1960).
++232		*Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Ktz.	—	Отмечается впервые.
++233		*T. flocculosa* (Roth.) Ktz.	—	Отмечается впервые.
+234		*Licmophora* sp.	—	Усачев (1935).
+235		*Fragilaria striatula* Lyngb.	—	Линко (1907, 1912).
++236		*Asterionella formosa* Hass.	—	Отмечается впервые.
+237		*Cocconeis* sp.	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Короткевич (1960); Роухияйнен (1962).
+238		*Achnanthes brevipes* Ag.	—	Менье (Meunier, 1910).
+239		*Diploneis* sp.	—	Камшилов, Зеликман, Роухияйнен (1958); Короткевич (1960).
240		*Navicula subinflata* Grun.	—	Палибин (1903—1906).
241		*N. directa* W. Sm.	—	Палибин (1903—1906).
242		*N. kariana* var. *detersa* Grun.	*N. detersa* Grun. (Палибин, 1903—1906).	Палибин (1903—1906).
243		*N. glacialis* Cl.	—	Палибин (1903—1906).
+244		*N. forcipata* Grev.	—	Короткевич (1960).
+245		*Gyrosigma fasciola* Ehr.	—	Короткевич (1960); Роухияйнен (1962).
+246		*Pleurosigma angulatum* (Queck.) W. Sm.	—	Короткевич (1960).
+247		*P. Stuxbergii* Cl.	—	Палибин (1903—1906).
248		*Amphiprora Kjellmanii* Cl.	*A. Kjellmanii* var. *kariana*. (Grun.) Cl. (Палибин, 1903—1906).	Палибин (1903—1906).
249		*A. kryophila* Cl.	*A. Kjellmanii* var. *kryophila* Cl. (Палибин, 1903—1906).	Палибин (1903—1906).
250		*Nitzschia spectabilis* (Ehr.) Ralfs	*N. Brebissonii* var. *borealis* Grun. (Палибин, 1903—1906).	Палибин (1903—1906).
251		*N. acicularis* W. Sm.	—	Палибин (1903—1906).
++252		*N. longissima* (Breb.) Ralfs	—	Роухияйнен (1962).
++253		*Campylodiscus angularis* Greg.	—	Отмечается впервые.

Продолжение

№№ п/п	Распространение	Представители	Синонимия	Автор
		Тип Pyrrophyta		
254		*Peridinium latum* Pauls.	*Entzia* (*Diplopsalis*) *acuta* (Apstein (Усачев, 1935).	Усачев (1935).
		Тип Euglenophyta		
255		*Eutreptia viridis* Perty.	—	Вульф (Wulff, 1916).
		Сомнительные или недостаточно описанные		
		Тип Bacillariophyta		
256		*Coscinodiscus punctatulus* Greg. (сомнительное его отношение к р. *Coscinodiscus* Grun.)	*Phacodiscus punctulatus* (Greg.) Meunier (Meunier, 1910).	Менье (Meunier, 1910).
257		*Coscinodiscus polyacanthus* Grun.	—	Палибин (1903—1906); Менье (Meunier, 1910).
		Тип Pyrrophyta		
258		*Peridinium ovaliforme* Kisselew	—	Киселев (1928).
259		*P. turgidum* Meunier	—	Усачев (1935).
260		*P. rhombus* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
261		*P. gracile* Meunier	—	Менье (Meunier, 1910).
		Тип Chlorophyta		
262		*Hexasterias problematica* Cl.	—	Линко (1907); Дерюгин (1915).
263		*Trochiscia möbiusii* (Jörg.) Lemm.	—	Линко (1907); Дерюгин (1915); Усачев (1935).
264		*T. Vanhöffenii* (Jörg.) Lemm.	—	Линко (1907, 1912); Дерюгин (1915).
265		*T. dictyon* (Jörg.) Lemm.	—	Линко (1907, 1915); Киселев (1928); Усачев (1935).
266		*T. oblonga* (Cl.)	—	Линко (1907); Дерюгин (1915).
267		*T. Clevei* Lemm.	—	Киселев (1928).
268		*T. brachiolata* var. *vixbifurcata* Kisselew	—	Киселев (1928).

шестью типами водорослей: *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Xanthophyta* (*Heterocontae*), *Pyrrophyta*, *Euglenophyta*, *Chlorophyta*. Из них тип *Bacillariophyta* представлен наиболее обильно. К нему относятся: морских пелагических — 94 таксона, сублиторальных и пресноводных — 38 и 2 сомнительных вида, всего 134 таксона, т. е. 50% общего количества. Тип *Pyrrophyta* насчитывает 114 представителей (морских пелагических 109, солоноватоводный 1 и неизвестной природы 4). На остальные типы *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Euglenophyta*, *Chlorophyta* приходится всего лишь 19 видов. Таким образом, собственно планктеры в основной своей массе принадлежат к диатомовым и перидиниевым водорослям. Планктонные водоросли на 64.9% состоят из неритических форм. Преобладание неритического комплекса обусловлено окраинным и шельфовым характером Баренцева моря. Океанические формы проникают в основном с атлантическими водами и оказываются бореальными. На их долю приходится 24.2%. Из оставшихся 2.3% составляют виды неритическо-океанические, а для 17 видов характеристика не дана. Из диатомовых к океаническому комплексу принадлежат главным образом виды родов *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Corethron*; из перидиней — все виды рода *Ceratium* и некоторые другие, причем роды *Chaetoceros* и *Ceratium* представлены в фитопланктоне наиболее богато. Это относится в основном к роду *Chaetoceros*, который насчитывает 21 вид. Роды *Rhizosolenia* и *Corethron* включают всего лишь 2—3 вида.

В исследуемой южной части Баренцева моря нами лично найдено 139 представителей фитопланктона (см. таблицу), из них 114 пелагических. Неритический характер планктона и в этом районе выражен так же резко, как и во всем море, до 65.8% таксонов принадлежит к этому комплексу. Сублиторальные формы, вошедшие в общий список, почти все относятся к юго-восточному сектору. Нахождение пресноводных планктонных водорослей приурочено в большинстве случаев к губе Дальнезеленецкой, куда поступает озерная вода. В числе найденных 139 видов 25 типично морских впервые указаны для Баренцева моря нами.

В делении планктонных видов на «океанические», «неритические» и «неритическо-океанические» мы основывались на литературных данных. Однако необходимо заметить, что, как показывают исследования последних лет, принадлежность ряда видов к той или иной группе следует поставить под сомнение. Так, например, А. И. Прошкина-Лавренко (1963) считает, что такие виды, как *Rhizosolenia alata* Bright., *Chaetoceros densus* Cl., *Ch. decipiens* Cl., нельзя квалифицировать как океанические, так как они встречаются в Черном море у берегов и в бухтах, а в Азовском море — в районах с глубинами не более 10 м.

Приведенный список таксонов мы не рассматриваем как окончательный. В Баренцевом море встречается множество голых и панцирных жгутиконосцев, определение которых требует специальных исследований. Список диатомовых и других групп тоже не может считаться исчерпывающим. При дальнейших исследованиях он, видимо, будет значительно пополнен.

В настоящей работе водоросли в каждом из типов даются в генетическом порядке.

ЛИТЕРАТУРА

Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. имп. Академии наук, физ.-матем. отд., сер. VIII, т. XXXIV, № 1.

Диатомовый анализ. 1949—1950. Под ред. А. Н. Криштофовича. Кн. I—III. Госгеолиздат, М.

Камшилов М. М., Э. А. Зеликман, М. И. Роухияйнен. 1958. Планктон прибрежья Мурмана. В сб.: Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана, Изд. АН СССР, М.—Л.

Киселев И. А. 1928. К вопросу о распространении и составе фитопланктона в Баренцевом море. Тр. Инст. по изуч. Севера, вып. 37.

Киселев И. А. 1930. Распределение фитопланктона по разрезу Новая Земля—Земля Франца-Иосифа в связи с гидрологическими условиями. Изв. Гос. гидролог. инст., № 31.

Киселев И. А. 1950. Панцирные жгутиконосцы. Изд. АН СССР, М.—Л.

Короткевич О. С. 1960. Диатомовая флора литорали Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 1 (5).

Линко А. К. 1907. Исследования над составом и жизнью планктона Баренцева моря. Эксп. для н.-промысл. иссл. у берегов Мурмана, СПб.

Линко А. К. 1912. Планктон близ берегов Западного Мурмана в связи с состоянием промыслов в течение 1903—1905 гг. Тр. Мурманск. н.-промысл. эксп. 1905 г., СПб.

Линко А. К. 1915. Планктон близ берегов Западного Мурмана в связи с состоянием промысла в 1906 г. Тр. Мурманск. н.-промысл. эксп. 1906 г., Пгр.

Палибин И. В. 1903—1906. Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане летом 1901 г. СПб.

Прошкина-Лавренко А. И. 1963. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. Изд. АН СССР, М.—Л.

Роухияйнен М. И. 1962. Сезонность в развитии фитопланктона в прибрежных водах Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 4 (8).

Усачев П. И. 1935. Состав и распределение фитопланктона Баренцева моря летом 1931 г. Тр. Аркт. инст., т. XXI.

Усачев П. И. 1947. Общая характеристика фитопланктона морей СССР. Успехи совр. биол., т. XXIII, вып. 2.

Hustedt Fr. 1927—1937. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz (mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete). In: Rabenhorst. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 7, T. I, Lief. 1—5; T. II, Lief. 1—5; T. III, Lief. 1, 2. Leipzig.

Meunier A. 1910. Mikroplankton des Mers de Barentz et de Kara. Duc d. Orleans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles.

Schiller J. 1933—1937. Dinoflagellatae (*Peridineae*). In: Rabenhorst. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 10, Abt. 3, T. 1, 2, Leipzig.

Schulz B. und A. Wulff. 1927. Hydrographische und planktologische Ergebnisse der Fahrt des Fischereischutzbootes «Zieten» in das Barents Meer im August—September 1926. Ber. Deutsch. Wiss. komiss. Meeresforsch. N. F., Bd. III, Hf. 3.

Schulz B. und A. Wulff. 1929. Hydrographie und Oberflächenplankton des Westlichen Barentsmeeres im Sommer 1927. Ber. Deutsch. Wiss. komiss. Meeresforsch. N. F., Bd. IV, Hf. 5.

Wulff A. 1916. Über das Kleinplankton der Barentssee. Wiss. Meeresuntersuch. N. F., Bd. XIII, Abt. Helgoland, Hf. 1.

М. И. Роухияйнен

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Данные о вертикальном распределении фитопланктона Баренцева моря в литературе почти отсутствуют. Некоторые сведения имеются у А. К. Линко (1907), И. А. Киселева (1928) и Б. П. Мантейфеля (1939), причем А. К. Линко приводит данные о встречаемости отдельных видов на разных глубинах, И. А. Киселев же коротко отмечает распространение по вертикали наиболее массовых видов в августе в связи с гидрологическими факторами. Б. П. Мантейфель, анализируя весеннее развитие фитопланктона, обращает внимание на важность фактора устойчивости при послойном распределении фитопланктона весной. Других сообщений о вертикальном распределении фитопланктона в южной части Баренцева моря нет. Между тем незнание закономерностей вертикального распределения не позволяет получить окончательное представление о жизнедеятельности фитопланктона, представляющего первоисточник органического вещества в водоеме.

В настоящее время большая роль в формировании распределения фитопланктона в водной толще отводится устойчивости отдельных слоев относительно друг друга (Sverdrup, 1953; Семина, 1955, 1957; Кобленц-Мишке, 1957; Braarud Gaarder a. Nordli, 1958; Steele, 1958, 1959; Paasche, 1960, 1961; Ramsfjell, 1960, и др.). Поэтому целесообразно проанализировать распределение фитопланктона в связи с изменением температуры и солености как факторов, влияющих на стабильность слоев воды.

В основу статьи были положены материалы за апрель, июнь, сентябрь 1954 г. по полосе шириной в двадцать миль, тянущейся от о. Кильдин (на западе) до м. Святой Нос (на востоке). (Карту см.: Роухияйнен, 1956). Сбор проб производили малой сетью модели Джеди, оснащенной мельничным ситом № 61, по слоям: 0—10 м, 10—25 м, 25—50 м, 50 м — дно. Этим методом в общей сложности была собрана 301 проба с 83 станций. Кроме того, при обсуждении вопроса использовался материал, собранный в апреле-мае 1958 г. по акватории от Кольского меридиана до м. Канин Нос на 200 миль от берега до 73° с. ш., т. е. по всей южной части Баренцева моря, включая Мурманскую ветвь Атлантического течения. В последнем случае пробы собраны батометром Нансена с глубин: 0, 10, 25, 50, 100 м с 74 станций в количестве 354 проб. Гидрологические данные, использованные в статье, сообщены сотрудниками Лаборатории гидрологии и гидрохимии Мурманского морского биологического института, за что выражаю им искреннюю благодарность.

Учитывая, что различные группы планктонных водорослей отличаются по сезонам развития, количественному выражению и характеру горизонтального распределения (Роухияйнен, 1960, 1961, 1962), вертикальное распределение также имело смысл рассматривать по отдельным группам.

Анализ послойного изменения численности клеток фитопланктона детально по каждому разрезу не производился, а рассматривалось рас-

пределение в целом на мелководьях западном и восточном (глубины менее 150 м), а также на глубоководных станциях (глубины свыше 150 м). Деление это принято М. М. Камшиловым (1957, 1958) и О. Ф. Кондрацовой (1958) и основано на гидрологических, гидрохимических и биологических особенностях этих участков акватории. Глубоководные станции расположены преимущественно в районе Дальнезеленецкого и Харловского разрезов, несколько отступая от берега, т. е. в том месте, где ближе всего подходит Прибрежная ветвь Мурманского течения (Кондрацова, 1958). Западное мелководье охватывает примерно пятимильную полосу от о. Кильдин до Черного Мыса; восточное включает частично Черномысский и все станции Святоносского разреза.

Март—апрель. Изменение численности клеток фитопланктона весной по отдельным разрезам показано в табл. 1—4.

Таблица 1

Распределение фитопланктона в марте—апреле 1954 г. *

Разрез	Слой									
	0—10 м		10—25 м		25 м—дно		25—50 м		50 м—дно	
	количество клеток									
	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экс./м³	общее количество в слое (%)
Кильдинский	730	79.5	130	14.2	58	6.3	—	—	—	—
Териберский	410	50.0	360	44.0	50	6.0	—	—	—	—
Дальнезеленецкий	8660	47.6	8500	46.7	—	—	825	4.6	208	1.1
Харловский	2140	29.4	485	6.7	—	—	4610	63.2	50	0.7
Черномысский	88500	77.5	16700	14.6	—	—	7560	6.7	1400	1.2
Святоносский	103280	81.0	17270	13.5	—	—	6225	4.9	766	0.6

Таблица 2

Распределение диатомовых в марте—апреле 1954 г.

Разрез	Слой									
	0—10 м		10—25 м		25 м—дно		25—50 м		50 м—дно	
	количество клеток									
	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)
Кильдинский	65	100	0	0	0	0	—	—	—	—
Териберский	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—
Дальнезеленецкий	7988	59.5	4712	35.1	—	—	538	4.0	183	1.4
Харловский	1679	31.0	0	0	—	—	3692	69.0	0	0
Черномысский	87417	78.7	15284	13.7	—	—	7229	6.5	1258	1.1
Святоносский	99462	81.2	16488	13.4	—	—	5053	4.8	656	0.6

* В общее количество клеток фитопланктона входят сублиторальные водоросли, поэтому сумма клеток отдельных групп в табл. 1—4 не совпадает с общей численностью клеток.

Таблица 3

Распределение перидиниевых в марте—апреле 1954 г.

Разрез	Слой: 0—10 м, количество клеток: экз./м³	общее количество в слое (%)	10—25 м: экз./м³	общее количество в слое (%)	25 м—дно: экз./м³	общее количество в слое (%)	25—50 м: экз./м³	общее количество в слое (%)	50 м—дно: экз./м³	общее количество в слое (%)
Кильдинский	468	77.0	130	21.0	11	2.0	—	—	—	—
Териберский	307	58.4	187	35.6	32	6.0	—	—	—	—
Дальнезеленецкий	448	71.2	13	2.1	—	—	168	26.7	0	0
Харловский	254	66.7	112	29.4	—	—	0	0	15	3.9
Черномысский	411	72.1	114	20.0	—	—	31	5.4	14	2.5
Святоносский	614	61.7	299	30.1	—	—	82	8.2	0	0

Таблица 4

Распределение желтозеленых в марте—апреле 1954 г.

Разрез	Слой: 0—10 м, количество клеток: экз./м³	общее количество в слое (%)	10—25 м: экз./м³	общее количество в слое (%)	25 м—дно: экз./м³	общее количество в слое (%)	25—50 м: экз./м³	общее количество в слое (%)	50 м—дно: экз./м³	общее количество в слое (%)
Кильдинский	175	81.4	0	0	40	18.6	—	—	—	—
Териберский	96	34.8	173	62.7	7	2.5	—	—	—	—
Дальнезеленецкий	221	49.8	121	27.2	—	—	78	17.6	24	5.4
Харловский	196	68.3	11	3.8	—	—	52	18.1	28	9.8
Черномысский	671	55.0	235	19.2	—	—	258	21.1	58	4.7
Святоносский	539	38.7	464	33.3	—	—	285	20.4	106	7.6

По всей прибрежной зоне Восточного Мурмана в марте—апреле наблюдается гомотермия и гомогалинность, т. е. отсутствует стратификация водной массы (Кондрацова, 1957, 1958; Черновская, 1957). Тем не менее анализ материала показал, что весной во всех трех вышеперечисленных районах характер вертикального распределения отдельных групп фитопланктона различный. На западном мелководье общая масса растительного планктона, включая преобладающие перидиниевые водоросли, опускалась на глубину до 50 м. Что касается диатомового планктона, то в период исследований на западном мелководье развитие его только начиналось, в связи с этим достоверную картину его вертикального распределения получить не удалось. Наиболее часты случаи встречаемости диатомей в слое 0—10 м. Для желтозеленых водорослей самая высокая численность клеток (212 экз./м³) выявлена в слое 0—10 м, некоторое количество клеток (24 экз./м³) было зарегистрировано также в слое 25 м—дно. В промежуточном слое 10—25 м желтозеленые водоросли полностью отсутствовали.

На глубоководных станциях численность клеток фитопланктона в целом по вертикали изменялась аналогично этому процессу на западном

мелководье. В этом случае общую картину также определяли перидиниевые водоросли, тогда как диатомовые концентрировались в основном в поверхностном десятиметровом слое. Желтозеленые водоросли на глубоководных станциях изобиловали в слое 0—25 м, их численность резко падала в слое 25 м—дно.

На восточном мелководье основная масса фитопланктона преобладала только в слое 0—10 м. Особенно это было характерно для самой многочисленной в этом районе (начавшей свое развитие) группы диатомовых водорослей. Численность их клеток ниже глубины 10 м резко падала. Плотность же клеток перидиниевых и желтозеленых водорослей с глубиной падала довольно плавно.

При общем анализе вертикального распределения фитопланктона по разрезам обнаруживается, что по мере удаления на восток, т. е. к району начала развития диатомей, а, следовательно, и большей численности их клеток, фитопланктон опускается на большие глубины. хотя максимальная численность четко отграничивалась слоем 0—10 м. Этому явлению, видимо, можно дать два объяснения: с одной стороны, оно обусловлено большей динамичностью водной массы на востоке, с другой — опусканием отмерших клеток.[1]

Июнь. Послойное распределение фитопланктона в июне показано в табл. 5—9.

Таблица 5

Распределение фитопланктона в июне 1954 г.*

Разрез	Слой 0—10 м, экз./м³	Слой 0—10 м, общее количество в слое (%)	Слой 10—25 м, экз./м³	Слой 10—25 м, общее количество в слое (%)	Слой 25—50 м, экз./м³	Слой 25—50 м, общее количество в слое (%)	Слой 50 м—дно, экз./м³	Слой 50 м—дно, общее количество в слое (%)
Кильдинский	125	63.7	24	12.0	45	22.9	3	1.4
Териберский	134	23.6	409	72.6	20	3.6	1	0.2
Дальнезеленецкий	405	71.2	150	26.3	14	2.4	0.4	0.1
Харловский	288	14.0	1685	82.1	78	3.8	1.6	0.1
Черномысский	152820	70.0	43819	20.0	13111	6.0	9756	4.0
Святоносский	1580	1.9	15088	18.0	64232	76.4	3098	3.7

(Количество клеток.)

В июне уже довольно четко проявляется послойное изменение показателей температуры и солености воды, устойчивость заметно возрастает (Кондрацова, 1958). В этот период на западном мелководье фитопланктон концентрировался в слое 0—25 м, причем диатомеи здесь тоже вегетировали исключительно в слое 0—10 м. Плотность распределения клеток перидиниевых водорослей плавно падала с глубиной при колебании численности от 7 тыс. кл./м³ в слое 0—10 м до 1.5 тыс. кл./м³ в слое 50 м—дно. Золотистая водоросль *Phaeocystis Pouchetii* (Hariot) Lagerh преобладала в слое 10—25 м (128 тыс. кл./м³), тогда как в поверхностном слое 0—10 м она отсутствовала совсем. Глубже 25 м концентрация клеток этого вида была невысокой (3 тыс./м³). Желтозеленые водоросли (*Halosphaera viridis*

[1] Мертвые клетки от живых мы не отличали.
* См. сноску к табл. 1.

Таблица 6

Распределение феоцистис в июне 1954 г.

Разрез	Слой 0—10 м, количество клеток: экз./м³	0—10 м: общее количество в слое (%)	10—25 м: экз./м³	10—25 м: общее количество в слое (%)	25—50 м: экз./м³	25—50 м: общее количество в слое (%)	50 м—дно: экз./м³	50 м—дно: общее количество в слое (%)
Кильдинский	0	0	0	0	25	100	0	0
Териберский	0	0	300	100	0	0	0	0
Дальнезеленецкий	118	68.0	50	29.0	5	3.0	0	0
Харловский	250	12.7	1650	83.7	70	3.55	1	0.05
Черномысский	152400	69.5	43760	20.0	13080	6.0	9700	4.5
Святоносский	1400	1.6	14925	18.0	63900	76.7	3075	3.7

Schmitz) в основной своей массе (643 экз./м³) развивались в поверхностном десятиметровом слое. В нижележащем слое 10—25 м количество их было значительно меньше (100 экз./м³), а в более глубоких слоях численность клеток *H. viridis* снова увеличивалась соответственно до 276 экз./м³.

На глубоководных станциях наиболее интенсивное развитие растительного планктона наблюдалось в слое 10—25 м, где общая численность его клеток достигала 838.6 тыс./м³, тогда как в поверхностном слое она не превышала 263 тыс./м³. В нижележащем слое 25—50 м суммарное число клеток фитопланктона снизилось до 55 тыс./м³.

Полученная картина была обусловлена исключительно распределением феоцистис, которая, как и на западном мелководье, концентрировалась в основном в слое 10—25 м. Диатомовые и перидиниевые распределялись по вертикали сходно.

Ниже глубины 25 м наблюдалось резкое уменьшение числа клеток обеих групп водорослей. Желтозеленые водоросли на глубоководных станциях, как и на западном мелководье, локализовались преимущественно в слое 0—10 м.

Таблица 7

Распределение диатомовых в июне 1954 г.

Разрез	Слой 0—10 м, количество клеток: экз./м³	0—10 м: общее количество в слое (%)	10—25 м: экз./м³	10—25 м: общее количество в слое (%)	25—50 м: экз./м³	25—50 м: общее количество в слое (%)	50 м—дно: экз./м³	50 м—дно: общее количество в слое (%)
Кильдинский	114	78.0	16	11.0	16	11.0	0.06	0
Териберский	92	46.7	91	46.1	14	7.1	0.25	0.1
Дальнезеленецкий	252	78.34	66	20.1	5	1.5	0.2	0.06
Харловский	22	43.0	26	52.0	2.5	5.0	0	0
Черномысский	47	43.0	48	42.0	12	11.0	5	4.0
Святоносский	82	27.4	135	45.1	72.5	24.2	10	3.3

Таблица 8

Распределение перидиниевых в июне 1954 г.

Разрез	Слой: 0—10 м		10—25 м		25—50 м		50 м—дно	
	количество клеток							
	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)
Кильдинский	9	46.9	7	35.9	1.6	8.1	2	9.1
Териберский	20	65.5	8	28.0	1.8	6.0	0.1	0.5
Дальнезеленецкий .	29	46.1	32	50.0	2	3.6	0.2	0.3
Харловский	6	31.7	9	47.7	3.5	18.5	0.4	2.1
Черномысский. . . .	12	43.2	11	39.0	2	7.2	3	10.6
Святоносский	10	50.0	1.5	7.2	5	22.9	4	19.9

На восточном мелководье в целом фитопланктон по всей толще от поверхности до дна развивался очень бурно, причем картина полностью обусловливалась характером распределения *Phaeocystis Pouchetii*. Максимальная концентрация диатомей выявлена в слое 10—25 м (86.7 тыс. кл./м³) при значительном понижении в глубоколежащих слоях. Перидиниевый планктон в этом районе последовательно уменьшался от 11 тыс. кл./м³ в поверхностном слое (0—10 м) до 2.7 тыс. кл./м³ в придонном слое (50 м—дно). Аналогичным образом распределялась желтозеленая водоросль *Halosphaera viridis* при более низкой численности клеток.

Отличительной особенностью этого сезона являлось развитие фитопланктона во всей эвфотической зоне каждого разреза. Так, например, если в конце марта на Кильдинском разрезе фитопланктон ниже 10 м совсем не развивался, то в июне численность клеток в придонном слое достигала 2 тыс. /м³ (ст. 53). Однако пределы опускания фитопланктона на большие глубины на разрезах были неодинаковы. Особенно показательны восточные разрезы Черномысский и Святоносский, где степень опускания фитопланктона в глубину была выражена наиболее рельефно

Таблица 9

Распределение желтозеленых в июне 1954 г.

Разрез	Слой: 0—10 м		10—25 м		25—50 м		50 м—дно	
	количество клеток							
	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)	экз./м³	общее количество в слое (%)
Кильдинский	0.55	43.4	0.2	13.8	0.3	21.7	0.3	21.1
Териберский	0.2	38.6	0.04	7.7	0.3	50.2	0.02	3.5
Дальнезеленецкий .	2.7	83.1	0.25	7.7	0.3	9.2	0	0
Харловский	0.6	67.6	0	0	0.25	27.0	0.05	5.4
Черномысский. . . .	1	57.6	0.6	30.3	0.1	5.0	0.1	7.1
Святоносский	0.4	45.7	0.1	11.4	0.2	22.9	0.2	20.0

и объяснялась большей динамичностью водной массы, вызванной усиленными приливо-отливными течениями и сточным течением из Белого моря (Кондрацова, 1958). В результате разница температур между поверхностным и придонным слоями была на востоке значительно меньше, чем на всех западных разрезах, несмотря на то что градиенты солености были выражены довольно резко.

Однако в целом в июне как по вертикали, так и по горизонтали на всех разрезах была явная мозаичность распределения растительного планктона. Например, на Кильдинском разрезе зарегистрировано три пятна повышенной концентрации фитопланктона: у самого берега в слое 0—10 м при численности клеток в 180 тыс./м^3, на самой мористой станции также в слое 0—10 м (250 тыс. кл./м^3) и в слое 25—50 м (140 тыс. кл./м^3). На восточном Святоносском разрезе основная масса клеток опустилась в слой 25—50 м. Максимальная их плотность (213 млн/м^3) была в указанном слое на станции 306 и создавалась главным образом за счет феоцистис и в меньшей мере за счет диатомового планктона.

Сентябрь. Фитопланктон в этот период вновь концентрировался в большинстве случаев в поверхностном слое (табл. 10—12).

В сравнении с июнем в сентябре 1954 г. температурная стратификация водной массы была выражена более четко. Резкий скачок температуры наблюдался в слое 25—75 м. Правда, изменения солености по вертикали были не столь заметными, как в июне. На Святоносском разрезе разность температуры между поверхностным и нижележащим слоями вновь была значительно меньше, чем на Кильдинском. На западном мелководье основная масса его вегетировала в поверхностном десятиметровом слое, давая численность клеток в 24 тыс./м^3. Резкое уменьшение количества водорослей наблюдалось уже в слое 10—25 м. Подобный характер распределения был общим как для диатомовых, так и для перидиниевых при относительно различном количественном их развитии.

На глубоководных станциях хотя и наблюдалось снижение численности фитопланктона с глубиной, но оно не было столь резко выражено, как на западном мелководье. В этом случае в поверхностном десятиметровом слое плотность клеток достигала 47.6 тыс./м^3, а в слое 10—25 м — 15 тыс. кл./м^3, т. е. численность фитопланктона уменьшилась в 3.1 раза, тогда как на западном мелководье падение числа клеток в слое 10—25 м в сравнении с вышележащим слоем произошло в 15 с лишним раз. Аналогично общей массе распределялись перидиниевые водоросли; численность диатомового планктона ниже 10 м уменьшилась более резко.

Вертикальное распределение фитопланктона на восточном мелководье отличалось тем, что слой массовой вегетации простирался до 25 м при очень незначительном колебании численности в слоях 0—10 м и 10—25 м — от 33 до 30.5 тыс. кл./м^3. Однако ниже 25 м количество фитопланктона в целом резко уменьшилось. У диатомовых численность уменьшалась очень плавно по всей толще от поверхности до дна. Перидиниевый планктон вегетировал преимущественно в слое 0—10 м (73.7 тыс. кл./м^3); количество его клеток в слое 10—25 м снизилось в 3 с лишним раза, а в слое 25—50 м в сравнении с поверхностным десятиметровым слоем в 28 раз.

При анализе распределения общей массы фитопланктона по отдельным разрезам видно, что в сентябре, как и весной, степень проникновения фитопланктона на глубины возрастает с запада на восток. Причины этого явления изложены выше. Осенью максимальная концентрация фитопланктона на всех разрезах наблюдалась у самого берега.

Определенный интерес представляют данные по вертикальному распределению фитопланктона по всей южной части Баренцева моря, полученные в апреле—мае 1958 г. Как известно, в этот период в исследуемой акватории наблюдается первый пик «цветения» воды фитопланктоном

Таблица 10

Распределение фитопланктона в сентябре 1954 г.*

Разрез	0—10 м, экз./м³	0—10 м, общее количество в слое (%)	10—25 м, экз./м³	10—25 м, общее количество в слое (%)	25—50 м, экз./м³	25—50 м, общее количество в слое (%)	50 м—дно, экз./м³	50 м—дно, общее количество в слое (%)
Кильдинский	144	75.8	32	16.8	12	6.5	2	0.9
Териберский	386	94.9	13	3.2	5	1.3	2.6	0.6
Дальнезеленецкий	56	58.95	29	20.0	18	18.95	2	2.1
Харловский	66	81.5	13	16.1	1	1.2	1	1.2
Черномысский	27	40.7	31	47.1	7	11.0	1	1.2
Святоносский	46	48.4	31	32.64	16	16.84	2	2.12

(Слой; количество клеток)

* См. сноску к табл. 1.

Таблица 11

Распределение диатомовых в сентябре 1954 г.

Разрез	0—10 м, экз./м³	0—10 м, общее количество в слое (%)	10—25 м, экз./м³	10—25 м, общее количество в слое (%)	25—50 м, экз./м³	25—50 м, общее количество в слое (%)	50 м—дно, экз./м³	50 м—дно, общее количество в слое (%)
Кильдинский	86	84.0	12	11.7	4	3.9	0.4	0.4
Териберский	213	91.8	3	1.2	1.5	6.7	0.6	0.3
Дальнезеленецкий	25	87.8	1	2.8	2	6.3	1	3.1
Харловский	16	87.4	2	11.0	0.1	0.5	0.2	1.1
Черномысский	7	65.6	3	25.3	1	9.0	0.01	0.1
Святоносский	15	34.6	18	40.6	11	24.8	0	0

(Слой; количество клеток)

Таблица 12

Распределение перидиниевых в сентябре 1954 г.

Разрез	0—10 м, экз./м³	0—10 м, общее количество в слое (%)	10—25 м, экз./м³	10—25 м, общее количество в слое (%)	25—50 м, экз./м³	25—50 м, общее количество в слое (%)	50 м—дно, экз./м³	50 м—дно, общее количество в слое (%)
Кильдинский	51	70.4	18	24.6	3	4.2	0.6	0.8
Териберский	170	91.6	10	5.4	3.5	1.9	2	1.1
Дальнезеленецкий	25	36.2	15	22.1	15	22.6	1	19.1
Харловский	50	81.0	11	17.8	0.4	0.7	0.3	0.5
Черномысский	19	38.2	28	56.1	2	4.0	0.8	1.7
Святоносский	28	65.1	11	24.5	3	6.9	2	3.5

(Слой; количество клеток)

(Роухияйнен, 1962). Исходя из гидрологических данных (Кондрацова, 1957, 1958; Черновская, 1957), в конце апреля, в мае следует ожидать значительного увеличения стабильности водных слоев. Однако развитие фитопланктона достаточно интенсивно протекало по всей исследованной стометровой толще, сохраняя тем не менее четко выраженный мозаичный характер.

В южной части Баренцева моря первый максимум в развитии фитопланктона совпадает с возникновением стратификации, вызванной как прогревом водной массы, так и распреснением. Второй пик в развитии — осенний — совпадает с началом нарушения стабилизации водной массы, хотя в целом в это время показатель ее выше, чем в период начала весеннего развития фитопланктона (Кондрацова, 1958; Роухияйнен, 1962).

Таким образом, анализ вертикального распределения фитопланктона по сезонам косвенным образом подтверждает гидрологическую разнородность района исследования, обнаруженную ранее (Кондрацова, 1957, 1958, 1961; Черновская, 1957, и т. д.), и позволяет предположить, что показатели стратификации водной массы по всему району различны и распределяются мозаично. Что касается собственно вертикального распределения общей массы фитопланктона по сезонам, то оказалось, что на западном мелководье и на глубоководных станциях наблюдалось сужение трофогенного слоя от весны к осени. На восточном же мелководье этой закономерности не наблюдалось. Весной, в период гомотермии, в этом районе основная масса фитопланктона зарегистрирована в слое 0—10 м; в июне, несмотря на наличие значительных изменений по вертикали температуры и солености, развитие растительного планктона охватило всю толщу, осенью же максимальная плотность клеток имела место в слое 0—25 м.

Однако вертикальное распределение отдельных групп водорослей в различные сезоны и в различных районах было неодинаковым при одних и тех же абиотических условиях. Отсюда следует, что в вертикальном распределении фитопланктона скорее всего определяющим моментом является физиологическое состояние клеток отдельных групп водорослей, способных по-своему отвечать на изменение различных факторов, не исключая в том числе и устойчивости, значение которой очевидно. Вполне возможно, что неодинаковая устойчивость разных групп водорослей определяется индивидуальным удельным весом клеток. В связи с этим, видимо, определяющие факторы для той или иной группы в разные сезоны могут меняться. Однако это предположение требует дальнейших подтверждений.

Анализ материала показал, что золотистая водоросль *Phaeocystis Pouchetii*, интенсивно развивающаяся в прибрежной части Восточного Мурмана, по всей вероятности, относится к тенелюбивой флоре. Тем не менее при повышенной динамичности водной массы, как это наблюдалось на восточном мелководье, наряду с другими группами она также дает высокую численность клеток и в поверхностном слое.

ЛИТЕРАТУРА

Камшилов М. М. 1957. Зоопланктон прибрежной зоны Баренцева моря. Тр. Мурманск. биол. ст., т. III.

Камшилов М. М. 1958. Некоторые теоретические итоги исследований Мурманской биологической станции. В сб.: Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана, Изд. АН СССР, М.—Л.

Киселев И. А. 1928. К вопросу о распределении и составе фитопланктона в Баренцевом море. Тр. Инст. по изуч. Севера, вып. 37.

Кобленц-Мишке О. И. 1957. О продукции фитопланктона в северо-западной части Тихого океана весной 1955 г. ДАН СССР, т. 116, № 6.

Кондрацова О. Ф. 1957. Особенности гидрологического режима прибрежного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. III.

Кондрацова О. Ф. 1958. Термика и соленость прибрежных вод Восточного Мурмана. В сб.: Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана, Изд. АН СССР, М.—Л.

Кондрацова О. Ф. 1961. Характерные черты температурного режима прибрежных вод Мурмана в 1959 г. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 3 (7).

Линко А. К. 1907. Исследования над составом и жизнью планктона Баренцева моря. Эксп. для н.-промысл. иссл. у берегов Мурмана, СПб.

Мантейфель Б. П. 1939. Планктон одной из губ в западной части Мурманского побережья. Сб., посвящ. научн. деят. Н. М. Книповича (1885—1939), Пищепромиздат, М.

Роухияйнен М. И. 1956. Некоторые закономерности весеннего развития фитопланктона Восточного Мурмана. ДАН СССР, т. 109, № 1.

Роухияйнен М. И. 1960. Характер развития фитопланктона в мае — июне 1958 г. в южной части Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып 2 (6).

Роухияйнен М. И. 1961. Особенности весеннего развития фитопланктона в 1955—1957 гг. В сб.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана, Мурманское книжн. изд.

Роухияйнен М. И. 1962. Сезонность в развитии фитопланктона в прибрежных водах Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 4 (8).

Семина Г. И. 1955. К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море. ДАН СССР, т. 101, № 5.

Семина Г. И. 1957. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ, т. VIII.

Черновская Е. Н. 1957. Гидрохимические особенности прибрежной зоны Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. III.

Braarud T., K. Ringdal Gaarder and O. Nordli. 1958. Seasonal changes in the phytoplankton at various points of the Norvegien west coast. Fiskeri direktoratets Skrifter, ser. Havundersøkelser, vol. 12, № 2.

Paasche E. 1960. Phytoplankton distribution in the Norwegian sea in june 1954, related to Hydrography and compared with primary production data. Fiskeri direktoratets Skrifter, ser. Havundersøkelser, vol. 12, № 11.

Paasche E. 1961. Notes on phytoplankton from the Norwegian Sea. Botanica marina, vol. 2, fasc. 3/4 (197—214).

Ramsfjell E. 1960. Phytoplankton distribution in the Norwegian sea in june, 1952 and 1953. Fiskeridirektoratets Skrifter, ser. Havundersøkelser, vol. 13, № 10.

Steele J. H. 1958. Plant produtcion in the Northern Sea. J. Marine Res., № 7.

Steele J. H. 1959. The quantitative ecology of marine phytoplankton. Biol. Rev., vol. 34, № 2.

Sverdrup H. U. 1953. Conditions for the vernal blooming of phytoplankton. J. Conceil perman. internat. explorat. mer, v. XVIII, № 3.

Э. А. Зеликман

ЗАМЕТКИ О СОСТАВЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЗООПЛАНКТОНА В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В АВГУСТЕ—ОКТЯБРЕ 1959 г.

Замысел съемки юго-восточной части Баренцева моря, выполненной в 8-м рейсе э/с ММБИ «Профессор Дерюгин» в августе—октябре 1959 г., представлял удачное сочетание исследования планктона на стандартных разрезах (от Кольского — на западе до Канинского — на востоке) и на ряде станций в крайнем, юго-восточном секторе моря, который прежде обследовали очень редко и эпизодически. Рис. 1 иллюстрирует расположение станций. На основании съемок бентоса, проведенных в 20-х и 30-х годах в юго-восточном секторе (Броцкая и Зенкевич, 1939), и в результате анализа имевшихся сборов планктона можно предположить достаточно высокий уровень продуктивности зоопланктона в этом районе, тем более что в гидрологическом режиме этой акватории обнаруживаются элементы фронтальных структур. К сожалению, рейс чрезвычайно затянулся; поэтому, несмотря на известное запаздывание наступления тех или иных биологических (и гидрологических) сезонов на акватории восточнее Канинского разреза в сравнении с акваторией, расположенной западнее, правомочность сравнения временны́х аспектов планктических группировок в значительной мере утрачена. Учитывая, однако, скудность опубликованных данных о летнем зоопланктоне юго-восточного сектора моря, представлялось полезным подвергнуть сборы предварительному анализу. Рассмотрено горизонтальное распределение ряда массовых форм, а также тех редких видов, которых по традиции принято считать индикаторами гидрологического режима. Всего было проанализировано 430 проб, собранных сетью Джеди из сита № 23 с диаметром входного отверстия 37 см.

Переходим к конкретному разбору по группам и видам.

1. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Проникающая на восток тепловодная сифонофора *Physophora hydrostatica* (рис. 2) придерживалась струй течения, доходя до Гусиной банки довольно широким фронтом. Крайние восточные точки нахождений обрывков *Physophora* — ст. 818, 811. Сифонофора *Dimophyes arctica* была немногочисленна и также придерживалась атлантических струй с большей концентрацией на северо-западном склоне Мурманской банки.

На южных станциях Кольского разреза обнаружены два вида не указанных ранее для Баренцева моря медуз — океанической тепловодной *Solmaris corona* (Keferstein e. Ehlers) и бореальной *Sarsia* (*Coryne*) *gemmifera* Forbes. *Bougainvillia superciliaris* и *Perigonimus yoldia arctica*, как это

наблюдалось и ранее, обитали только восточнее Канинского разреза. *Aeginopsis laurentii*, в противоположность его распределению в 1960 г., встречался очень редко и был малочислен. То же можно сказать о *Plotoctide borealis*, встретившейся лишь однажды на ст. 773. Широко, но без видимой зокономерности распространена банальная форма *Cuspidella mertensii*. Что касается *Obelia flabellata* и *O. geniculata*, то они неизменно приурочены к довольно узкой полосе приканинских вод и мелководью

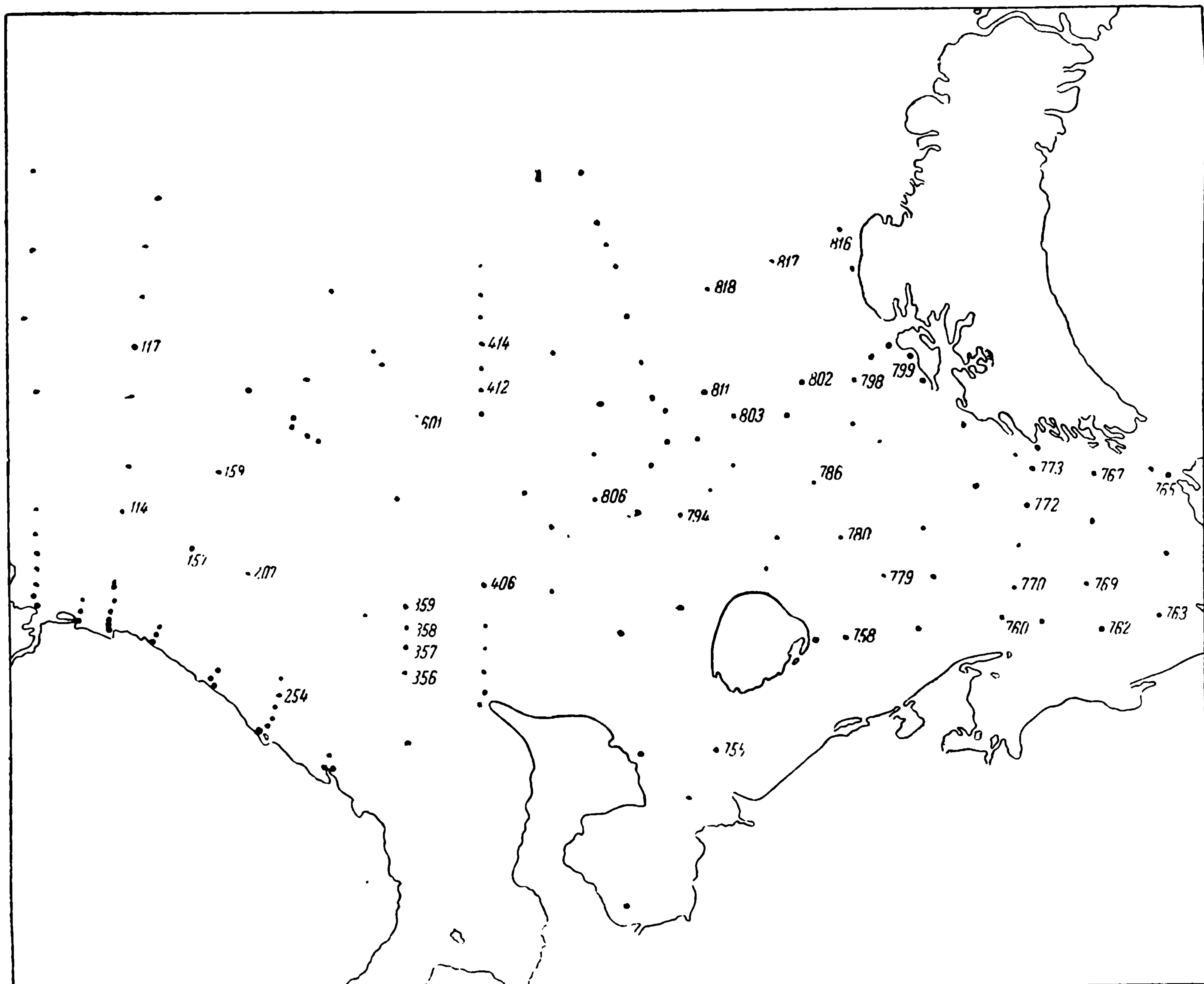


Рис. 1. Карта станций.

Цифры — номера станций, которые упоминаются в тексте.

вдоль чешско-печорского и новоземельского берегов, где эти медузы попадаются зачастую в пробе тысячами.

Наиболее широко были распространены в исследуемый период медузы *Aglantha digitale* и *Rathkea octopunctata*. Интересно, что обе они в данном рейсе не найдены в прибрежье Восточного Мурмана (кроме Кольского и отчасти Кильдинского разрезов); их нет в южной части Канинского разреза и в Чешской губе. Но если *Aglantha* в этот период не дает четких скоплений и малочисленна, то для *Rathkea* (рис. 3) изопланкты в 50 и 100 экз./м^3 занимают обширный район, где много и *Obelia* (Колгуевский район I-в, Печорский район I-а и южная часть Вайгачского района[1]). Весьма обильна эта медуза у берегов Новой Земли, на Гусиной банке и в северной части Канинского разреза.

---

[1] Названия соответствуют промысловым лоциям и гидрометеорологическим картам Баренцева моря.

Относительно богато представлена (кое-где свыше 50 экз. в пробе) молодь гребневика *Beroë cucumis*, доходившая и до Карских ворот. Зона ее высокой численности в общих чертах совпадала с таковой копеподитов III—IV стадии *Calanus finmarchicus* (см. ниже). *Bolinopsis infundibulum*, наоборот, был крайне редок, попадаясь только на юге трех самых западных разрезов. *Pleurobrachia pileus* как всегда дала максимум на окраинных восточных мелководьях, где ее количество превышало 60—70 экземпляров в пробе.

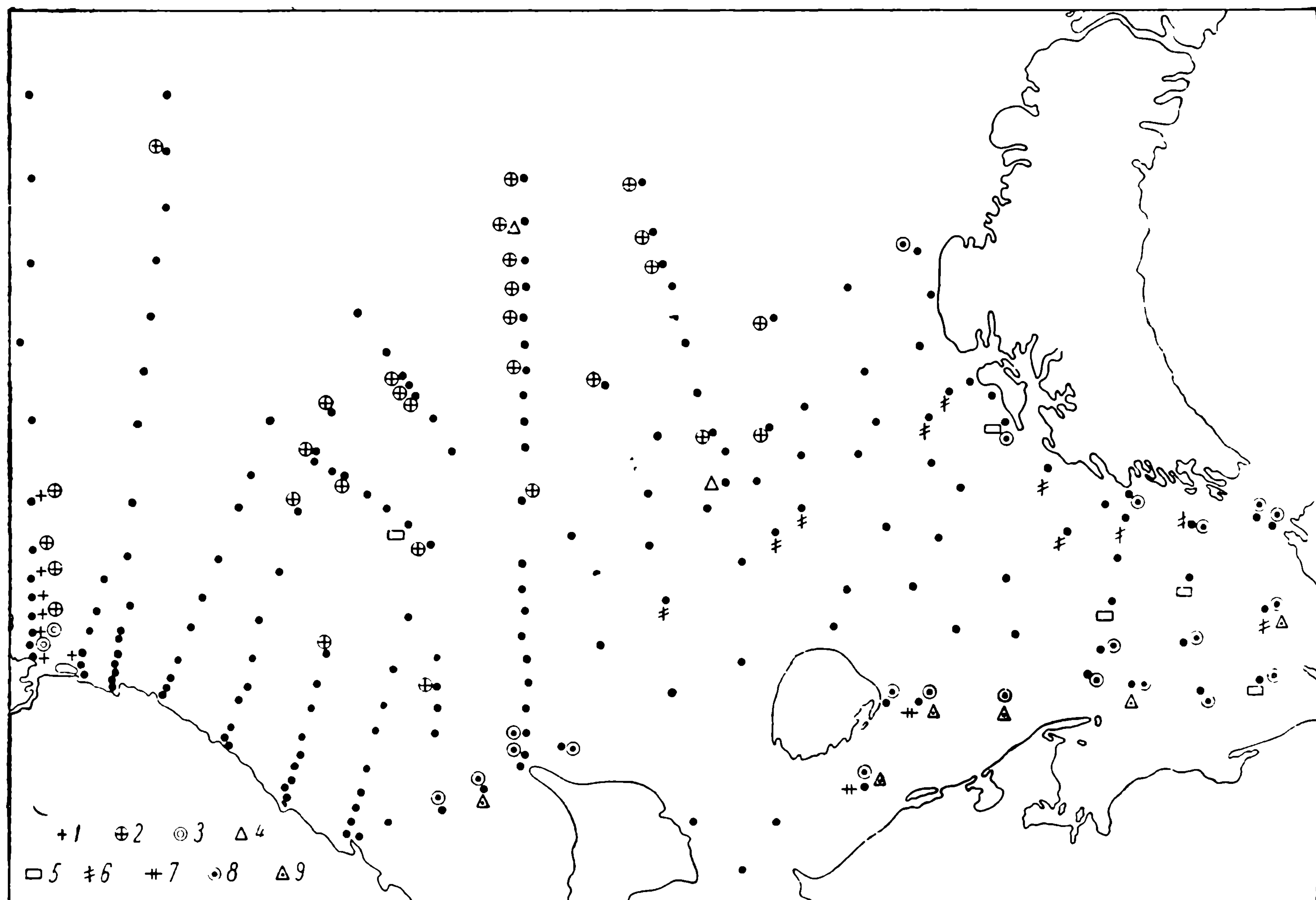


Рис. 2. Находки некоторых видов кишечнополостных.

1 — *Solmaris corona*; *2* — обрывки *Physophora hydrostatica*; *3* — *Sarsia gemmifera*; *4* — *Halicreas minimum* Fewkes; *5* — *Perigonimus yoldia arctica*; *6* — *Perigonimus vesicarius*; *7* — *Bougainvillia superciliaris*; *8* — *Obelia flabellata*; *9* — *Obelia geniculata*.

2. ВЕСЛОНОГИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

а. Calanus finmarchicus

На четырех западных разрезах науплии калянуса не найдены: отрождение второй, летней, генерации калянуса там закончилось. В районе разрезов, секущих струи атлантических вод, а также в треугольнике, основанием которого служит линия, соединяющая Святой Нос и Канин Нос, попадались единичные науплии. Восточнее Канинского разреза, вплоть до самых Карских Ворот, единичные науплии встречались довольно часто.

Характер количественного распределения копеподитов I стадии аналогичен таковому для науплиев, причем максимум (изопланкта 10 экз./м^3) наблюдался между Святоносским и Канинским разрезами и на ст. 794 и 758. Не исключено, что здесь сказывается вынос второй генерации беломорского калянуса.

Копеподиты III стадии (рис. 4) встречаются практически всюду (кроме устья Чешской губы). Изопланкту 20 экз./м^3 кое-где можно отметить

по секущим течение разрезам. Гораздо мощнее эта изопланкта выражена между м. Канин Нос и м. Святой Нос, где она окаймляет изопланкту 50 экз./м³, а также на траверзе о. Междушарского (в предполагаемой фронтальной зоне) и на севере Печорского и Вайгачского районов. Максимальной оказалась численность копеподит в проливе Карские Ворота на ст. 765 — 95 экз./м³. Обильны копеподиты III стадии на ст. 758, где в августе 1958 г. (Зеликман, 1961) был богатый зоопланктон. Возможно, что в силу расположения этой точки непосредственно за о. Колгуев,

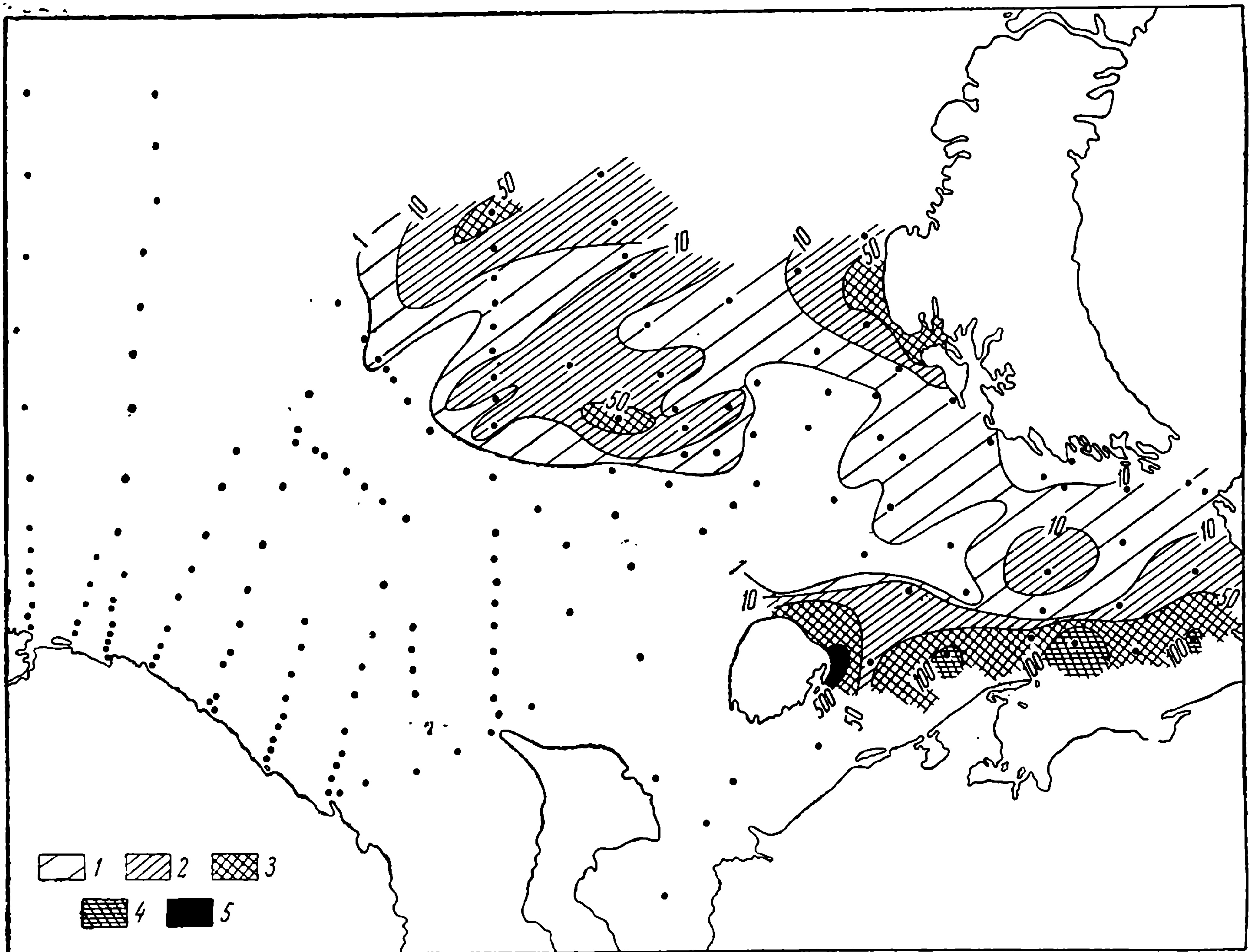


Рис. 3. Распределение *Rathkea octopunctata* в слое 0 м—дно (экз./м³).
1 — > 1; *2* — > 10; *3* — > 50; *4* — > 100; *5* — > 500.

воды ее образуют токи дивергенционного типа и постоянно обогащаются питательными веществами.

Копеподитов IV стадии очень много; большие площади районов, удаленных от материка, окаймлены изопланктами 20 и 50 экз./м³ (рис. 5). Прибрежные же станции в пределах пятидесятимильной зоны (кроме Святоносского разреза) очень бедны копеподитами IV стадии. Изопланкта 100 экз./м³ окаймляла всю Гусиную банку и Новоземельское мелководье, а также северную часть района о. Вайгач.[2] В целом можно сказать, что в сентябре—октябре копеподиты IV стадии обильнее в сфере влияния атлантических вод и в области стыка атлантических и баренцевоморских вод к востоку от Канинского разреза, где еще длится цветение воды фитопланктоном. В еще большей мере это справедливо для динамики горизонтального распределения особей V стадии (рис. 6), тем более что на распре-

[2] Численность всюду приводится в пересчете для всего обловленного столба воды, т. е. от дна до поверхности.

делении последних еще может сказываться принос второй генерации калянуса течением с запада, где обильны копеподиты V стадии (например, на Кольском разрезе). Численность рачков V стадии меньшая, нежели

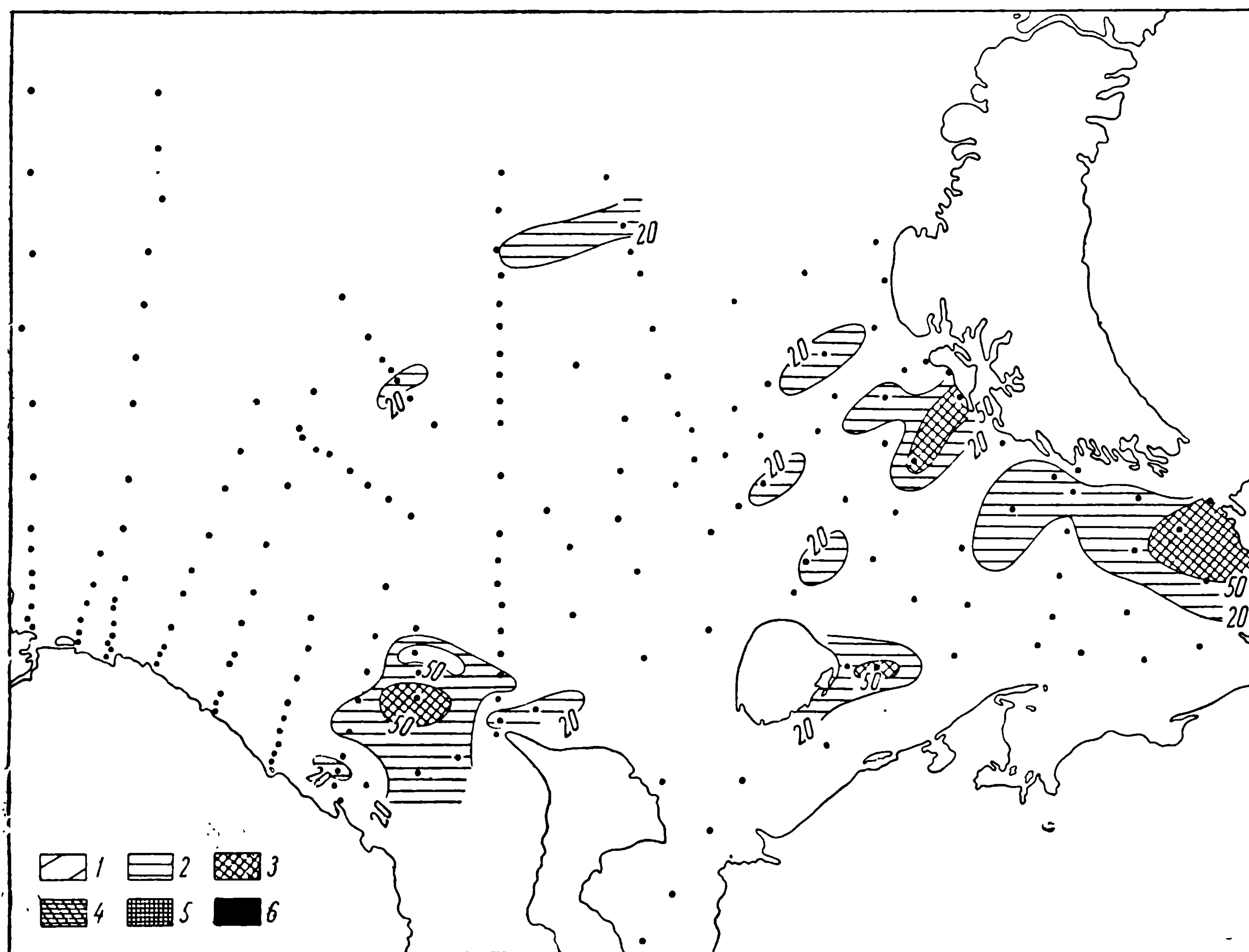


Рис. 4. Распределение копеподитов *Calanus finmarchicus* (III стадия) в слое 0 м—дно (экз./м³).

1 — > 10; 2 — > 20; 3 — > 50; 4 — > 100; 5 — > 200; 6 — > 500.

предыдущей стадии, особенно на востоке исследованной зоны, где из-за более низкой температуры линька на копеподитов V стадии еще несомненно продолжается.

б. Pseudocalanus elongatus

Половозрелый *P. elongatus* и его молодь (рис. 7) господствуют на востоке района исследования (от 20 до 100 экз./м³), причем область обитания молоди несколько шире, а численность ее выше, чем у взрослых особей (изопланктой 100 экз./м³ занята бóльшая площадь). На западе же численность *P. elongatus* редко где достигает 5 экз./м³. Основной район доминирования рассматриваемого вида — южные склоны Гусиной банки, мелководья Гусиной Земли и Приновоземельское мелководье до самых Карских Ворот (последнее — особенно для взрослых рачков). Эта акватория совпадает с зоной концентрации *Calanus finmarchicus*. Так же как и калянус *P. elongatus* (возможно, беломорской популяции) скапливается у выхода из Горла Белого моря и в меньшей степени также в области секущих течение разрезов. Вторая зона обилия, свойственная только *P. elongatus*, — Чешская губа и прибрежное мелководье к востоку от о. Колгуев. Частичное совпадение участков высокой биомассы *C. finmarchicus* и *P. elongatus* свидетельствует об известной тождественности требований к условиям

среды у этих видов, но существование *P. elongatus* и на сильно опресняемых юго-восточных мелководьях еще раз указывает на его значительно бо́льшую поливалентность.

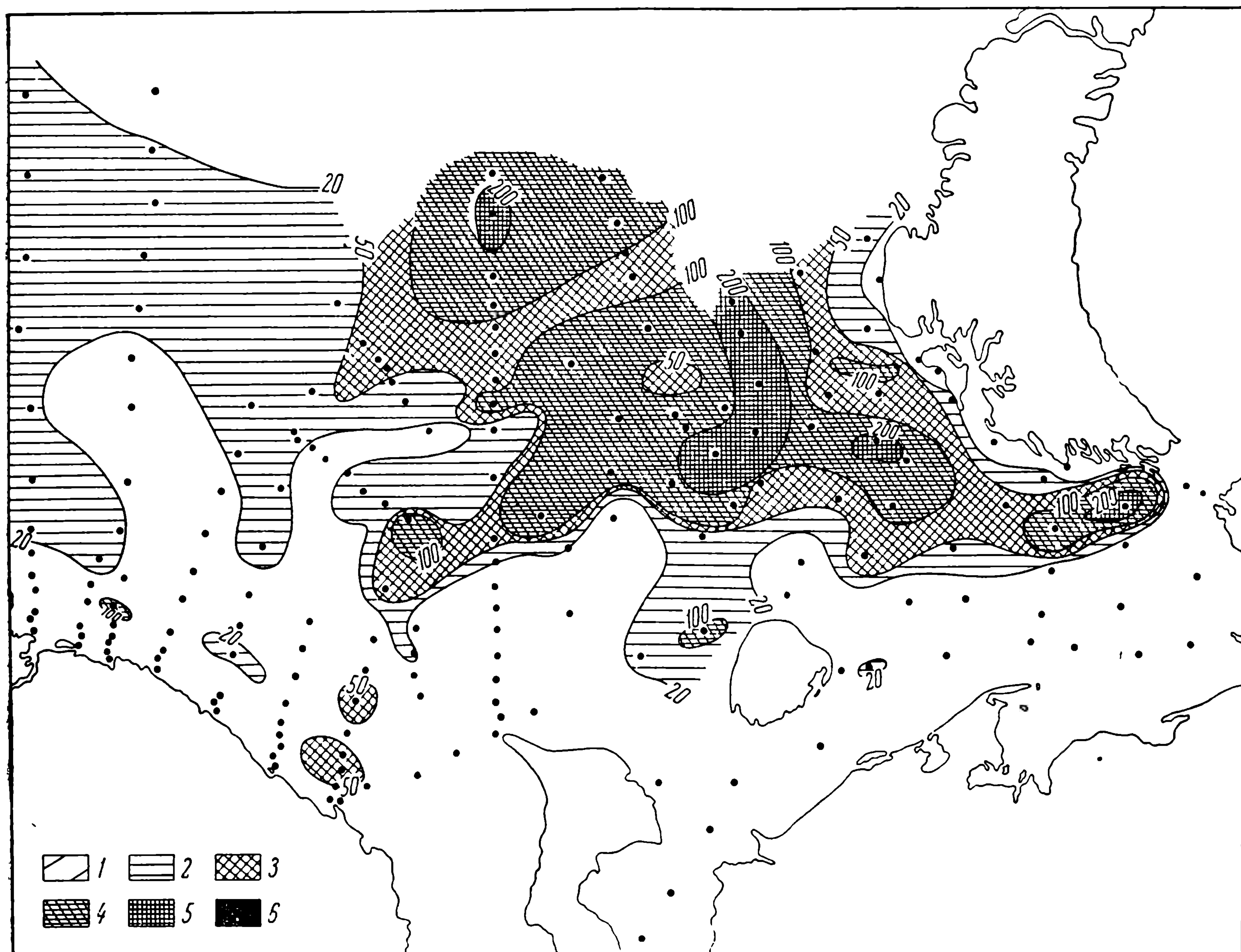


Рис. 5. Распределение копеподитов *Calanus finmarchicus* (IV стадия) в слое 0 м—дно (экз./м^3).

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

в. Acartia longiremis, Centropages hamatus, Temora longicornis

Эти три вида веслоногих очень сходны в выборе местообитаний и по динамике численности, поэтому в качестве примера распределения дана карта для *Acartia* (рис. 8). Рачки занимают область выноса беломорских вод, Чешскую губу и уже упоминавшееся прибрежное мелководье к востоку от о. Колгуев. Наивысшую концентрацию как взрослые, так и молодь дают в кутовой части Чешской губы и на ст. 760, где очень сильно влияние вод реки Печоры. В августе 1958 г. (Зеликман, 1961) была тождественная картина распределения интересующих нас видов. Наиболее высокую численность дает *Acartia* — до 500 экз./м^3. У всех видов молоди в пробах отмечено меньше, чем взрослых, что свидетельствует о лишь недавно начавшемся размножении (т. е. появлении второй генерации). Любопытно, что у *Acartia* и *Temora* существует второй, правда, крохотный очаг относительно повышенной (10—30 экз./м^3) численности в южной части Кольского разреза, на станциях с глубинами более 150 м, откуда можно заключить, что отнюдь не сама по себе малая глубина является фактором, благоприятствующим процветанию комплекса неритических веслоногих и ветвистоусых рачков. Ареал массового распространения морских нери-

тических ветвистоусых — *Evadne nordmanni* и *Podon leukartii* — практически совпадает с мелководной основной областью обитания *Acartia*. *Temora* и *Centropages*, но, кроме того, они встречались в поверхностном слое глубоководных станций южной части Кольского, Кильдинского и Териберского разрезов.

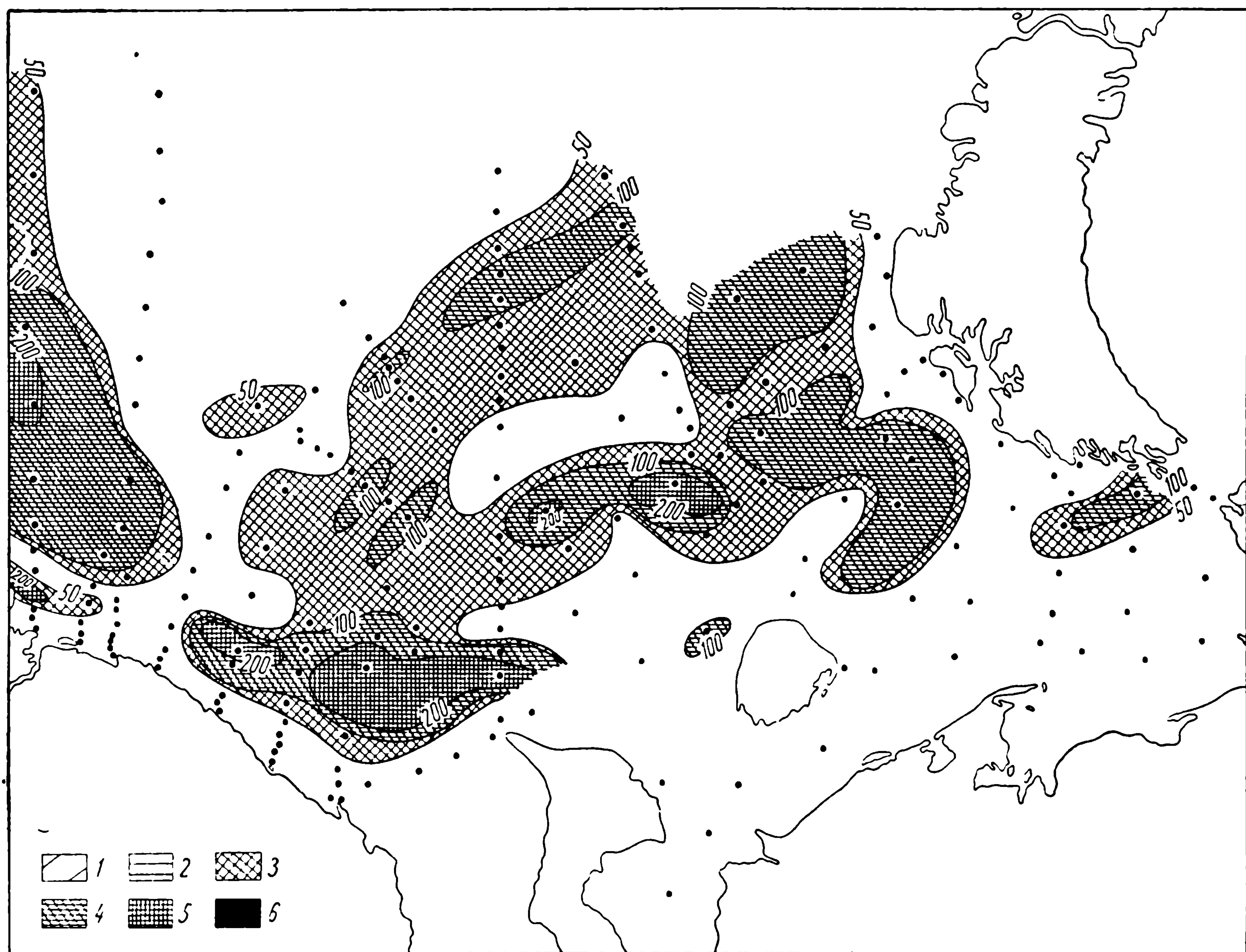


Рис. 6. Распределение копеподитов *Calanus finmarchicus* (V стадия) в слое 0 м—дно (экз./м^3).

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

г. Более редкие Calanoida

Calanus hyperboreus (главным образом IV и V стадий) встречаются прежде всего по ходу Основной ветви Мурманского течения (до 100 экз. в пробе); следы большого обилия можно отыскать и в сфере влияния Прибрежной ветви — до Святоносского разреза, причем отдельные экземпляры этого вида проникают на восток до ст. 773. Примерно там же распространены в летние месяцы *Pareuchaeta norvegica* и *Scolecithricella minor* (рис. 9), однако особи этих видов в сравнении с *C. hyperboreus* были весьма малочисленны. На востоке *S. minor* была найдена на ст. 770. Вряд ли этот рачок размножается восточнее Кольского меридиана, где мы всегда находили только копеподитов III—V стадий и половозрелых особей.

Таким образом, оказалось, что *C. hyperboreus* и *P. norvegica*, рассматриваемые большинством исследователей как арктические формы, в летнее время придерживались наиболее теплых вод.

Centropages typicus и *Candacia armata* были обнаружены исключительно на Кольском разрезе, *Paracalanus parvus* «добрался» до Териберского, а *Anomalocera patersoni* — до Дальнезеленецкого разрезов. Следовательно,

в летнее время со среднемесячным уровнем термического режима тепловодные элементы далеко на восток не проникают, и Кольский меридиан для многих из них является восточной границей.

Из более редких неритических форм *Acartia bifilosa* встречена только на восточных мелководьях близ самого материка. Интересно, что *Limno-*

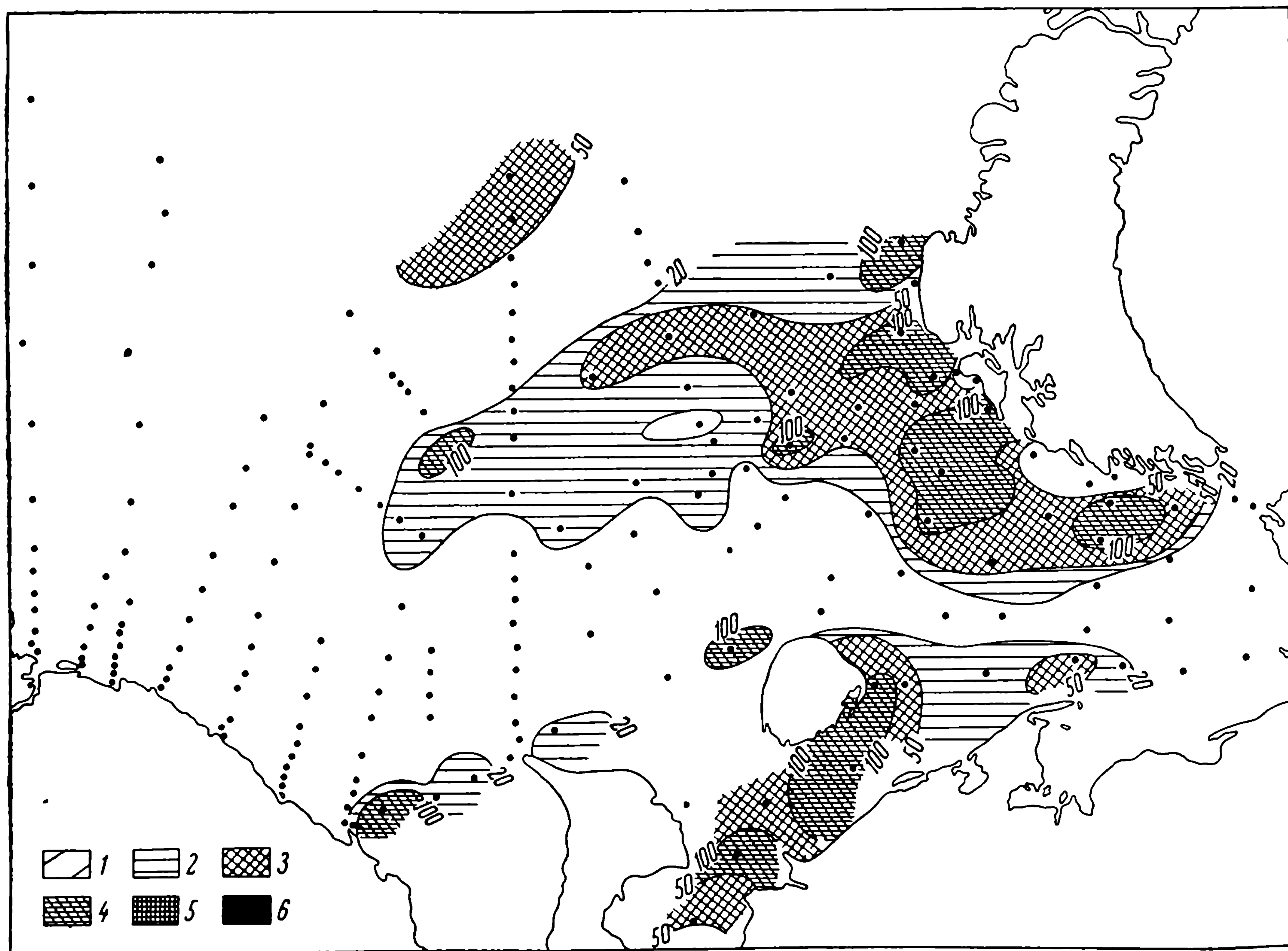


Рис. 7. Распределение молоди *Pseudocalanus elongatus* (II—V копеподиты) в слое 0 м—дно (экз./м³).

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

calanus grimaldii в августе 1958 г. был распространен значительно шире, чем год спустя, когда единственный экземпляр был на ст. 763. Этот эстуарный вид, безусловно, испытывает в Баренцевом море, где он вряд ли является автохтонным элементом фауны, сильнейшие колебания численности.

д. Oithona similis, O. atlantica (Cyclopoida)

В распределении *O. similis* не удалось усмотреть зависимости от факторов среды. На западных разрезах, а также на Канинско-Колгуевском и Новоземельском мелководьях численность ее крайне мала, как правило, менее 3 экз./м³. Изопланкта 20 экз./м³ очерчивает небольшую площадь; известные сгущения есть у берегов Новой Земли, у м. Канин Нос и в устье Печорского залива. До 80 экз./м³ было на ст. 601, 406, 806; максимальная концентрация (2461 экз./м³) имелась на ст. 803. Что касается *O. atlantica*, то эта форма явственно тяготеет к атлантическим водам, где, впрочем, отмечено не свыше 50 экз./м³, и то на отдельных станциях. Восточнее о. Колгуев она крайне редка, встречаясь иногда лишь у Новой Земли.

3. EUPHAUSIACEA

В рейсе были пойманы *Thysanoëssa inermis* f. *inermis*, *T. inermis* f. *neglecta*, *T. raschii* и *T. longicaudata*, причем у первых двух форм были обнаружены самцы, самки, сеголетки и фурцилии, а у *T. raschii* найдены даже и более молодые стадии — от яиц до калиптопис III стадии включительно. *T. inermis* f. *inermis* и *T. inermis* f. *neglecta* придерживаются преимущественно глубин 100 м и более (рис. 10). На разрезах Святой Нос—Канин Нос, в Чешской губе и в южной части Колгуевского, Печорского и Вайгач-

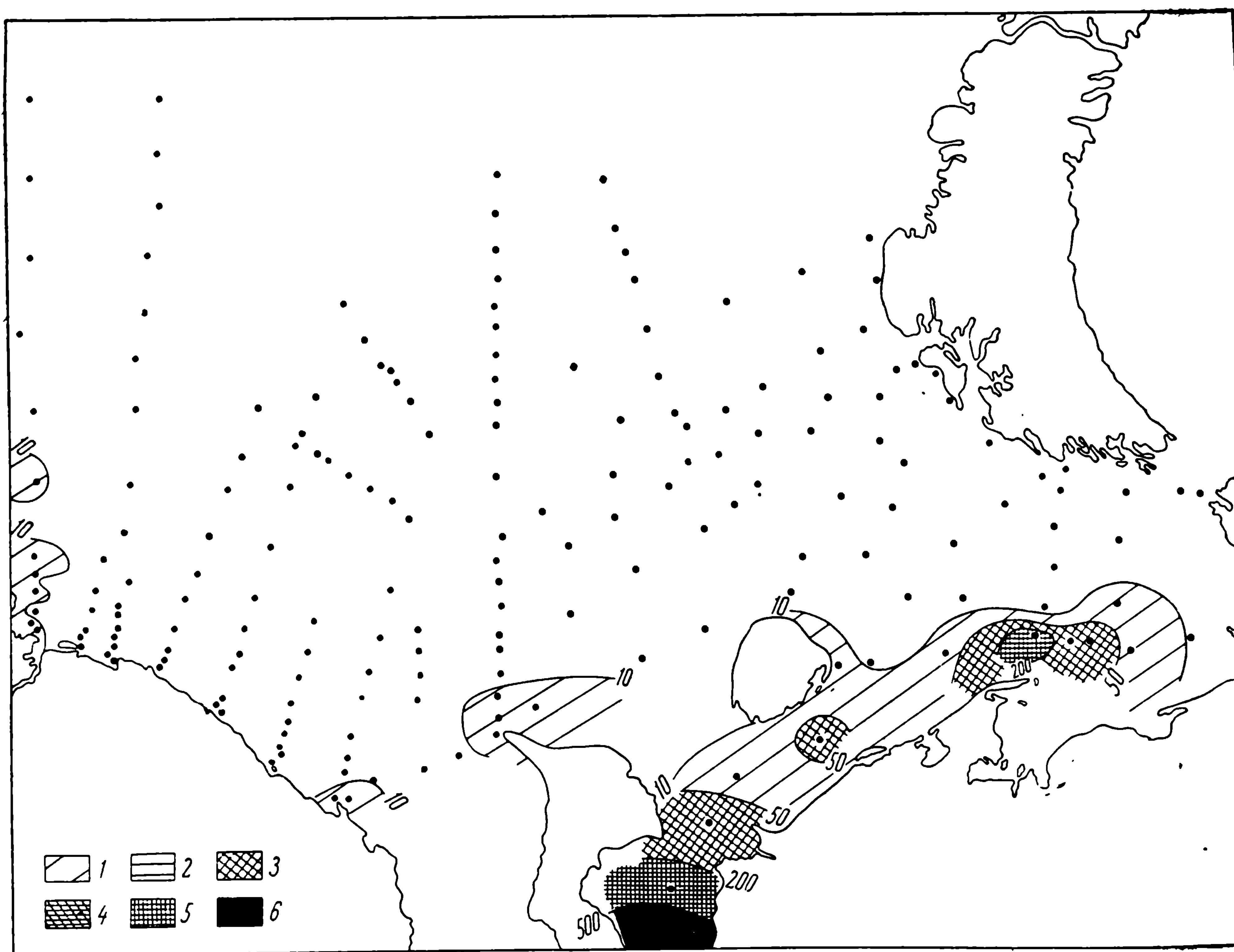


Рис. 8. Распределение половозрелых *Acartia longiremis* в слое 0 м—дно (экз./м³). Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

ского районов обе формы отсутствовали. Южная граница их распространения (к востоку от Канинского разреза) проходит приблизительно по 70° с. ш. *T. inermis* f. *neglecta* встречена (по одному экземпляру) всего на 4 станциях на западе — 2, 54, 114, 117. Зато в Северо-Центральном и Западно-Центральном районах, на склонах Гусиной банки, на Северо-Канинской банке и северном склоне Канинско-Колгуевского мелководья, на мелководье Гусиной Земли, южной части Новоземельского мелководья и в северной части Вайгачского района обе формы встречаются, как правило, совместно и почти на всех станциях. Западнее ст. 794 их фурцилии встречаются единично и очень редко. Наибольшие количества этих эвфаузиид, особенно молоди, включая фурцилий разного возраста, встречены в приновоземельских водах. У большинства фурцилий пищеварительный тракт набит зеленовато-бурым содержимым. Нахождения обеих форм *T. inermis* в районе Карских Ворот являются новыми сведениями в ареале этого вида. В зоне наибольшей встречаемости обеих форм в августе—ок-

тябре температура слоя 0—50 м находится в пределах 5°, температура придонного слоя колеблется от 2 до 1° (по материалам гидрологической группы ММБИ).

Распределение *Thysanoëssa raschii* несколько отличается от предыдущего вида: она отсутствует на Дальнезеленецком и Святоносском разрезах и очень редка на Кольском, Кильдинском и Териберском; редка также на разрезах, секущих течения, но зато восточнее Канинского разреза распространена шире, чем *T. inermis* (рис. 11). Гораздо обширнее расселены

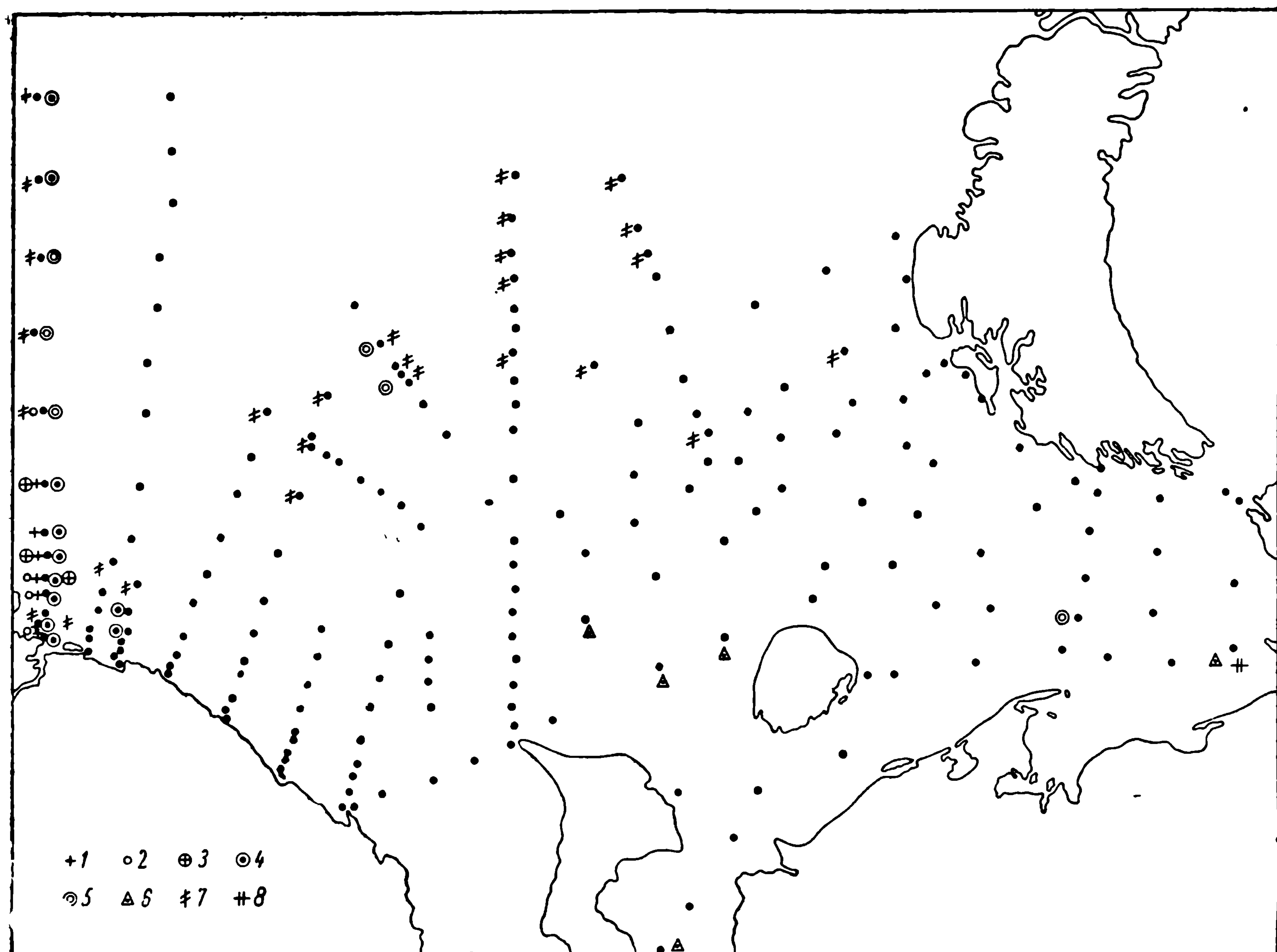


Рис. 9. Находки относительно редко встречающихся *Calanoida*.

1 — *Centropages typicus*; 2 — *Anomalocera patersoni*; 3 — *Candacia armata*; 4 — *Paracalanus parvus*; 5 — *Scolecithricella minor*; 6 — *Acartia bifilosa*; 7 — *Pareuchaeta norvegica*; 8 — *Limnocalanus grimaldii*.

и фурцилии *T. raschii*, которые были и на Канинском разрезе, и разрезе Канин Нос—Святой Нос. Этот вид не найден лишь в Чешской губе и южной части Вайгачского района. Любопытно, что пункты скопления фурцилий *T. inermis* и *T. raschii* очень часто совпадают, хотя общая численность фурцилий *T. raschii* выше, чем фурцилий *T. inermis*. Максимум фурцилий *T. raschii* был в районе Карских Ворот на ст. 765 и 767 — соответственно 185 и 318 экземпляров в пробе планктонной сети; в исследуемый период вообще было найдено много фурцилий разного возраста — от первой стадии (без плеоподов) до фурцилий с пятью парами щетинконосных плеоподов. Молоди *Meganyctiphanes norvegica* и *Thysanoëssa longicaudata* среди них не было. Из совпадения точек максимального обилия фурцилий *T. raschii* и *T. inermis* можно заключить об идентичности благоприятствующих этой молоди факторов — скорее всего наличия пищи.

Яйца, науплии, метанауплии и калиптопис *T. raschii* I, II и III стадий и очень небольшая примесь калиптопис *T. inermis* III стадии в ничтож-

ном количестве встретились только восточнее Канинского разреза — приблизительно от 72° с. ш. и до устья Чешской губы, что объясняется запаздыванием начала нереста и растянутостью последнего из-за наличия ледового покрова.

Особи *T. longicaudata* единицами обычно встречались западнее Канинского разреза. Более часты они в струе течения, по которой доходят до Гусиной банки. Кроме этой банки, в восточной части района исследования *T. longicaudata* встречена только на ст. 772.

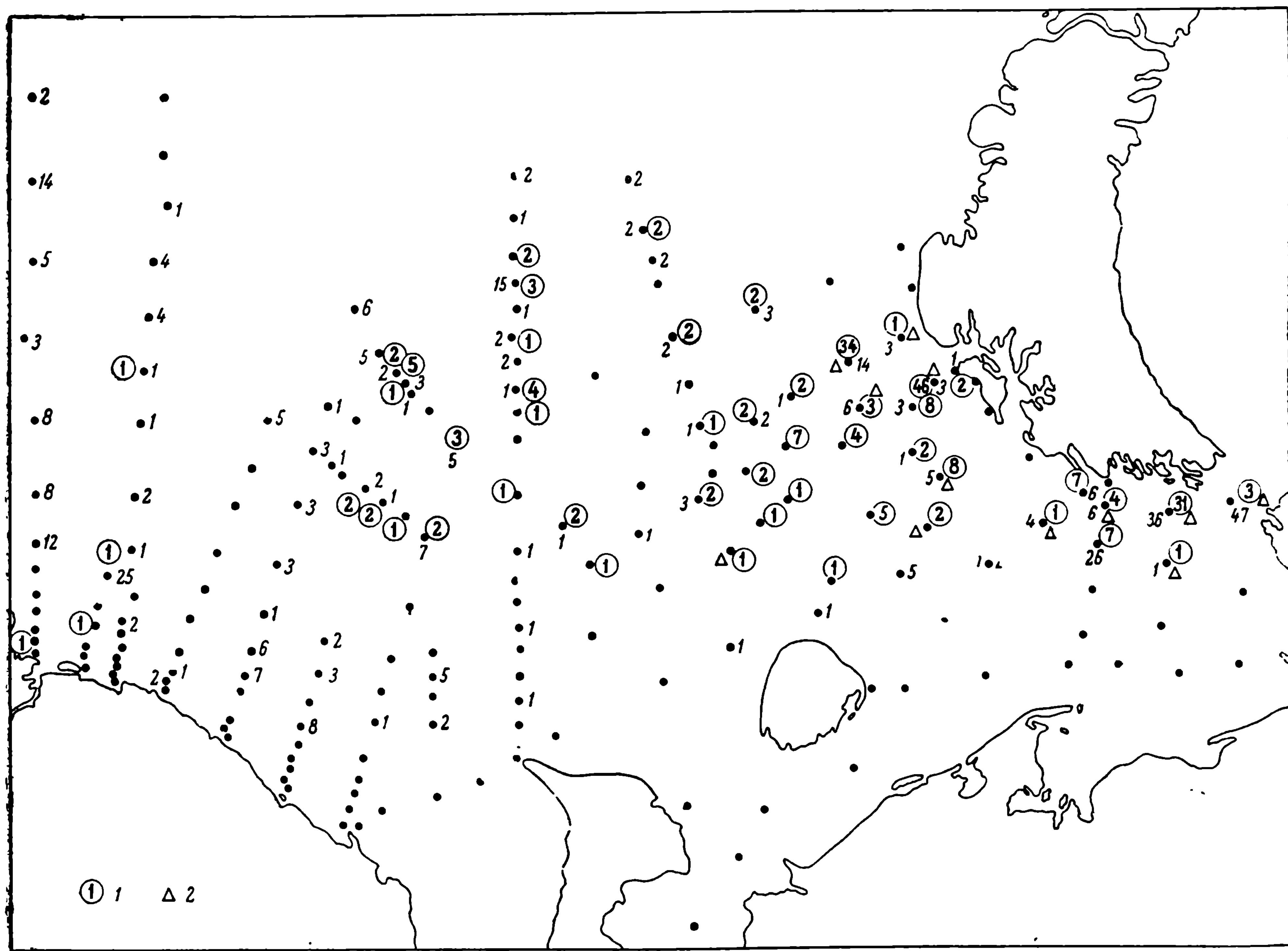


Рис. 10. Распределение *Thysanoëssa* f. *inermis* и *T.* f. *neglecta* (суммарно самцы, самки и молодь) в слое 0 м—дно (число экземпляров в пробе).

1 — пункты находок *T. inermis* f. *neglecta*; *2* — совместные нахождения фурцилий *T. inermis* f. *inermis* и *T. inermis* f. *neglecta*.

4. КРЫЛОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ

Крылоногих было немного, особенно считающейся более теплолюбивой *Limacina retroversa*, в распределении которой заметны следы приуроченности к течению, по которому *L. retroversa* доходит до Гусиной банки. Видимо, отсутствие *L. retroversa* объясняется суровостью режима предыдущего 1958 г. Восточнее Канинского разреза имеются единичные находки, из которых ст. 780 и 798 на границе ареала. *Limacina helicina* (рис. 12) встречена практически по всему району исследования, кроме Чешской губы. Восточная граница этой формы — ст. 763 и 767. Площадь максимальной численности в данном году (изопланкты 10 и 20 экз./м^3) относительно велика на Канинско-Колгуевском и Новоземельском мелководьях, где были 2 станции с численностью 80 экз./м^3. На западе района исследования более высокую численность *L. helicina* дает там же, где и *L. retroversa* — на ст. 157 и 207, что, кстати говоря, наблюдалось и в 1958 г.

5. ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ

Распределение хищников *Sagitta elegans* (рис. 13) соответствует в общих чертах распределению кормовых (для них) организмов. Действительно, сагитты следуют за калянусом и мелкими *Calanoida*, что свидетельствует о неприхотливости их к питанию. Наивысшая плотность у сагитт была на севере Канинского разреза и на южном склоне Гусиной банки. В сущности картина распределения сагитт настолько согласуется с распределением массовых веслоногих, что в данном случае плотность популяции

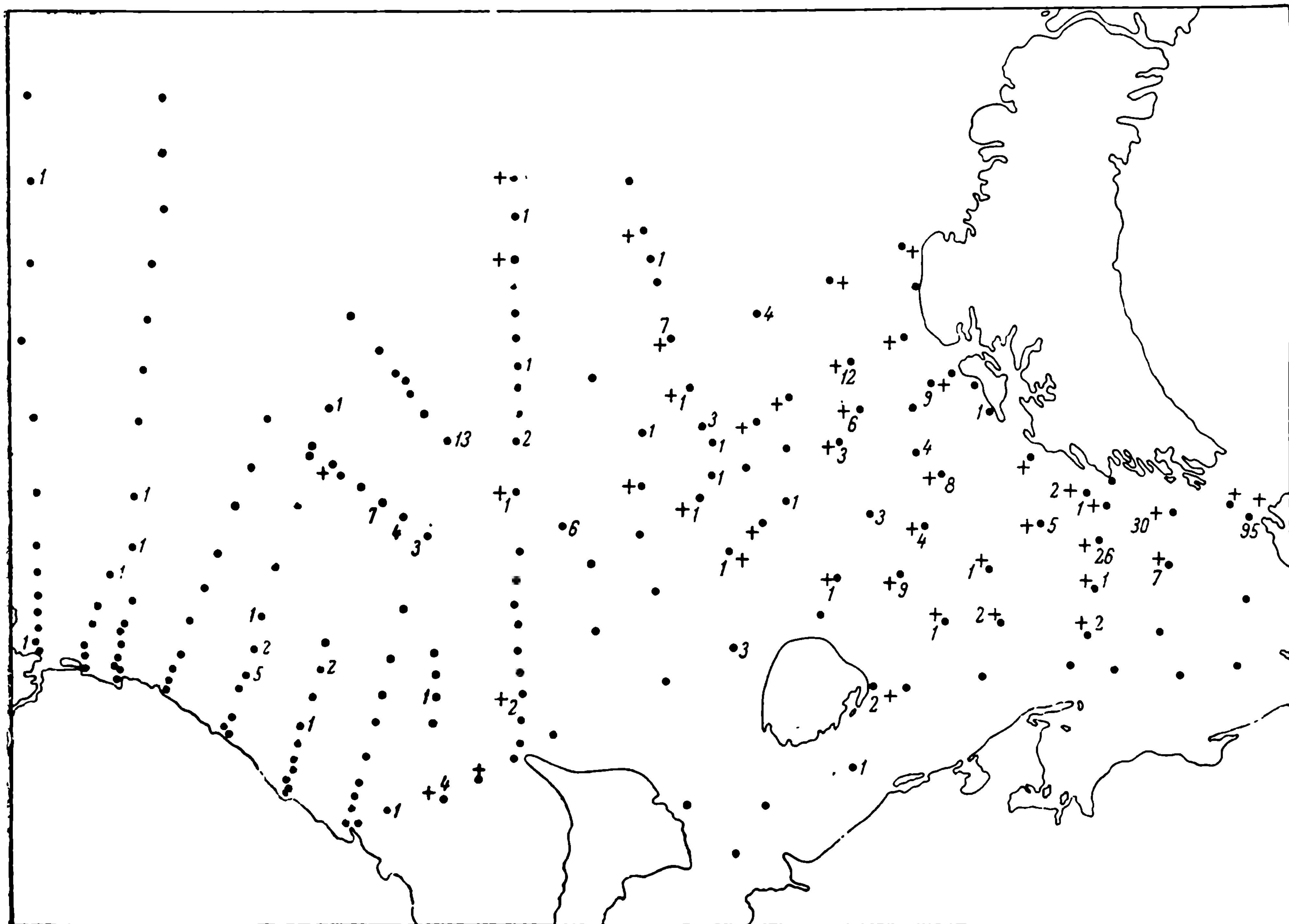


Рис. 11. Распределение *Thysanoëssa raschii* (суммарно самки и самцы и ее фурцилии в слое 0 м—дно (число экземпляров в пробе).

Крестик — на станции найдены и фурцилии.

хищника — беспозвоночного — прямо пропорциональна плотности расселения массовых видов жертвы. Любопытно, что яйца сагитт встречены там, где взрослых особей меньше всего: в прибрежье Мурмана и на Канинско-Колгуевском мелководье. Подобное явление отмечается нами не впервые. Видимо, для этого вида, чья молодь сразу переходит к образу жизни хищников, важно разобщение в пространстве родителей и потомства для гарантии обеими группами стабильной пищевой базы.

Eukrohnia hamata весьма малочисленна во все сезоны года и в августе приурочена только к западу района исследования, доходя, впрочем, до северного склона Гусиной банки и м. Канин Нос. По-видимому, для этого вида юго-восточная часть Баренцева моря является истинным краем ареала. Судя по расхождению областей обитания, по крайней мере в рассматриваемый период, у *Sagitta* и *Eukrohnia* пищевой спектр должен быть различным.

6. ОБОЛОЧНИКИ

Область высокой численности *Fritillaria borealis* (в среднем 200 экз./м³, до 1400 экз./м³ на ст. 755 и 762) прилегает узкой полосой к берегу Новой Земли и к Печорско-Чешскому берегу (рис. 14). На западе этот вид дал максимальную изопланкту (20 экз./м³) только на ст. 157, 207, 159. Изопланкта 20 экз./м³ для *Oikopleura* sp. (в подавляющем большинстве молодь) оказалась на западе на тех же станциях, а также на ст. 414. На востоке ойкоплевры наиболее многочисленны на Новоземельском мелководье

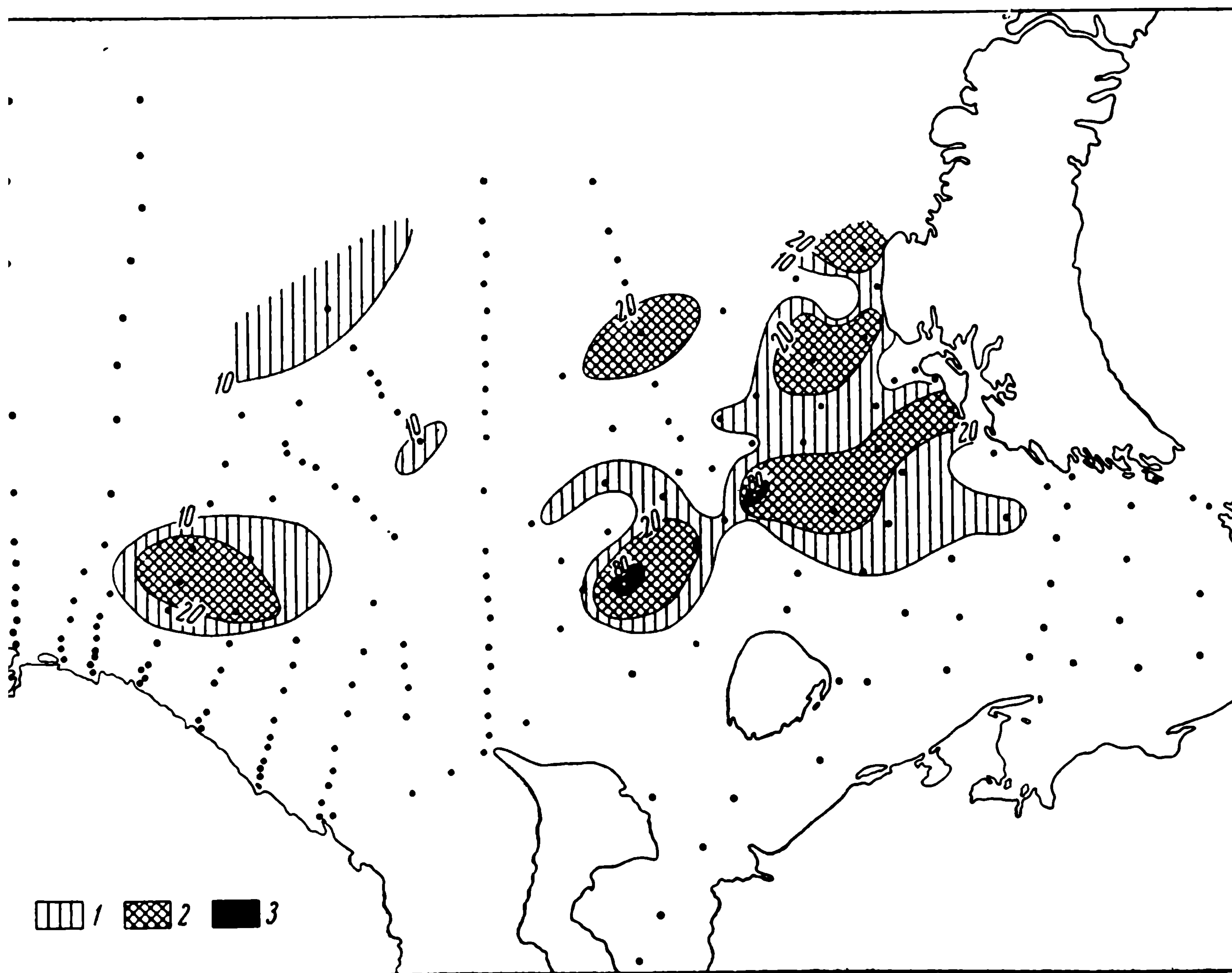


Рис. 12. Распределение *Limacina helicina* в слое 0 м—дно (экз./м³).
1 — > 10; 2 — > 20; 3 — > 80.

(ст. 786—190 экз./м³). Среди встреченных взрослых особей *Oikopleura* различий в распределении *O. vanhöffeni* и *O. labradoriensis* не обнаружено. Таким образом, места скоплений *Fritillaria* и *Oikopleura* лишь относительно совпадают в пространстве, концентрации животных неравноценны, что говорит о том, что эти планктеры могут питаться фитопланктоном разного типа (хотя бы по размерам клеток или по их концентрации).

7. ЛИЧИНКИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Исследованный район весьма богат бентосом, что было еще раз подтверждено сборами ММБИ в рассматриваемом рейсе (Галкин, 1964; Ходкина, 1964). Естественно, что личинки бентических организмов оказались существенным компонентом планктона.

Личинки усоногих (науплии и цифриды *Balanus* sp. и *Verruca*), зоеа и мегалопы десятиногих раков повсеместны в восточной части исследуемой

акватории. Распределение возрастных стадий усоногих весьма мозаично и заставляет думать о наличии достаточно обособленных популяций с присущими каждой из них сроками размножения и метаморфоза. Среди личинок *Decapoda* особенно много крабов *Hyas* sp. и креветок сем. *Crangonidae* и *Pandalidae*. Личинок брюхоногих моллюсков меньше, чем личинок пластинчатожаберных, и они распределены менее компактно, чем последние. Среди брюхоногих господствует молодь *Clione limacina*. Больше всего личинок пластинчатожаберных на мелководье Гусиной Земли, северном и южном склонах Гусиной банки и Канинской банке.

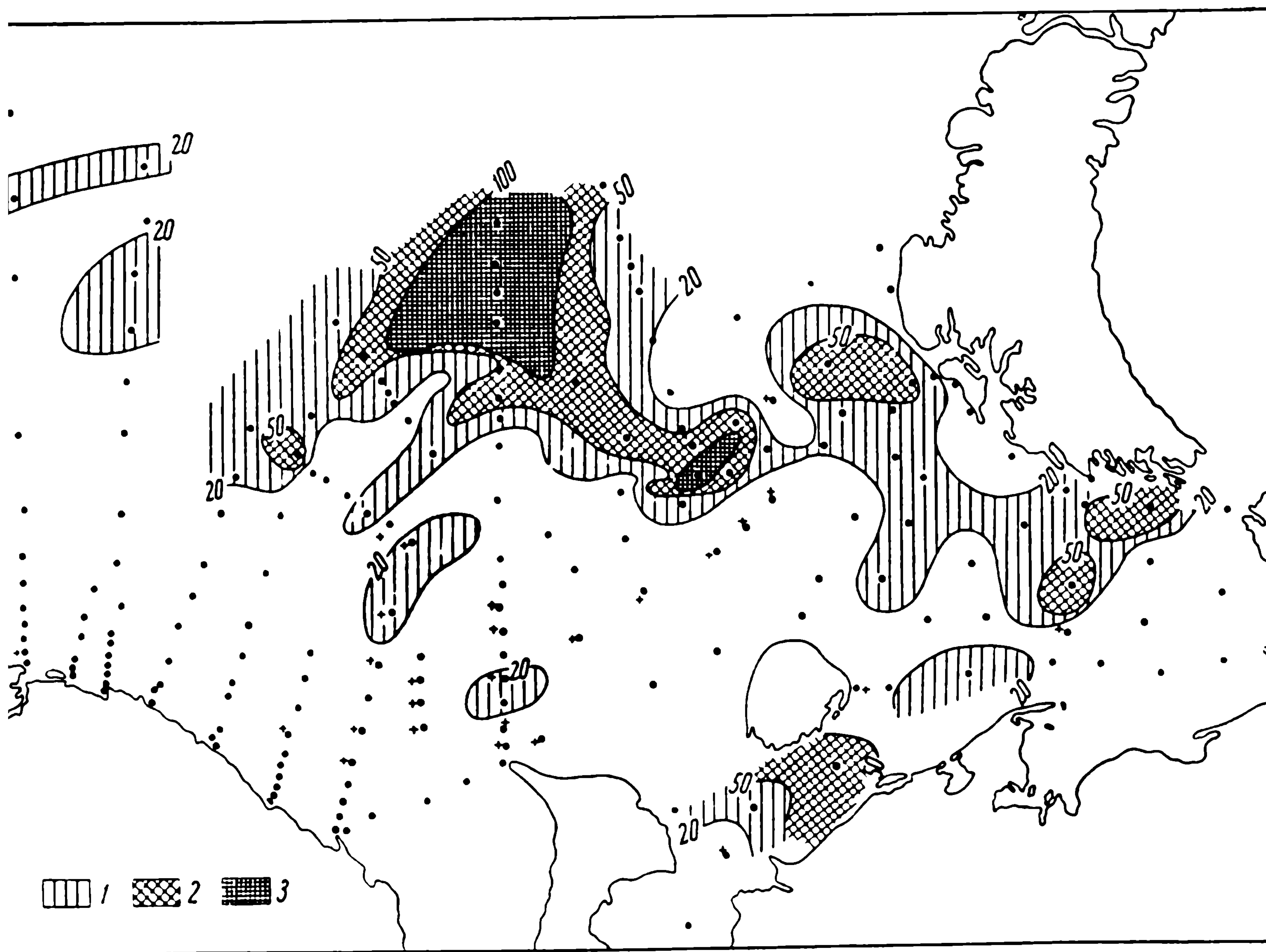


Рис. 13. Распределение *Sagitta elegans* в слое 0 м—дно (экз./м³).
1 — > 20; 2 — > 50; 3 — > 100.

Максимум (120 и 522 личинки в пробе, взятой от дна до поверхности) наблюдался на ст. 817 и 803. Раковинки типа *Echinospira* встретились только на южных станциях Кольского разреза. Плутеусы ежей, личинки типа цифонаутес (мшанок) и пилидии немертин многочисленнее в прибрежной полосе и в большом количестве найдены в восточной части района. Многие виды личинок были обильны и на южных станциях Кольского разреза. Наиболее широким и вместе с тем монополитным распределением отличаются офиоплютеусы с максимальными концентрациями в Западно-Центральном районе, на Северо-Канинской банке и западном склоне Гусиной банки (изопланкта 100 экз./м³). На ст. 816 и 412 в пробе от дна до поверхности было более 3000 экземпляров этих животных. Личинки пятилучевых и многолучевых звезд встречались только на Канинском мелководье. Трохофоры и нектохеты полихет многочисленнее всего вдоль берега Новой Земли. Личинки типа *Rostraria* и взрослые и молодь *Tomopteris* sp. были довольно редки и единичны, предпочитая струю течения.

8. БИОМАССА ЗООПЛАНКТОНА

Характерной для рассматриваемого периода в 1959 г. является большая протяженность акватории, очерченной изопланктой 100 мг/м³ (рис. 15). Более богаты (прежде всего калянусом) в это время, естественно, нижние

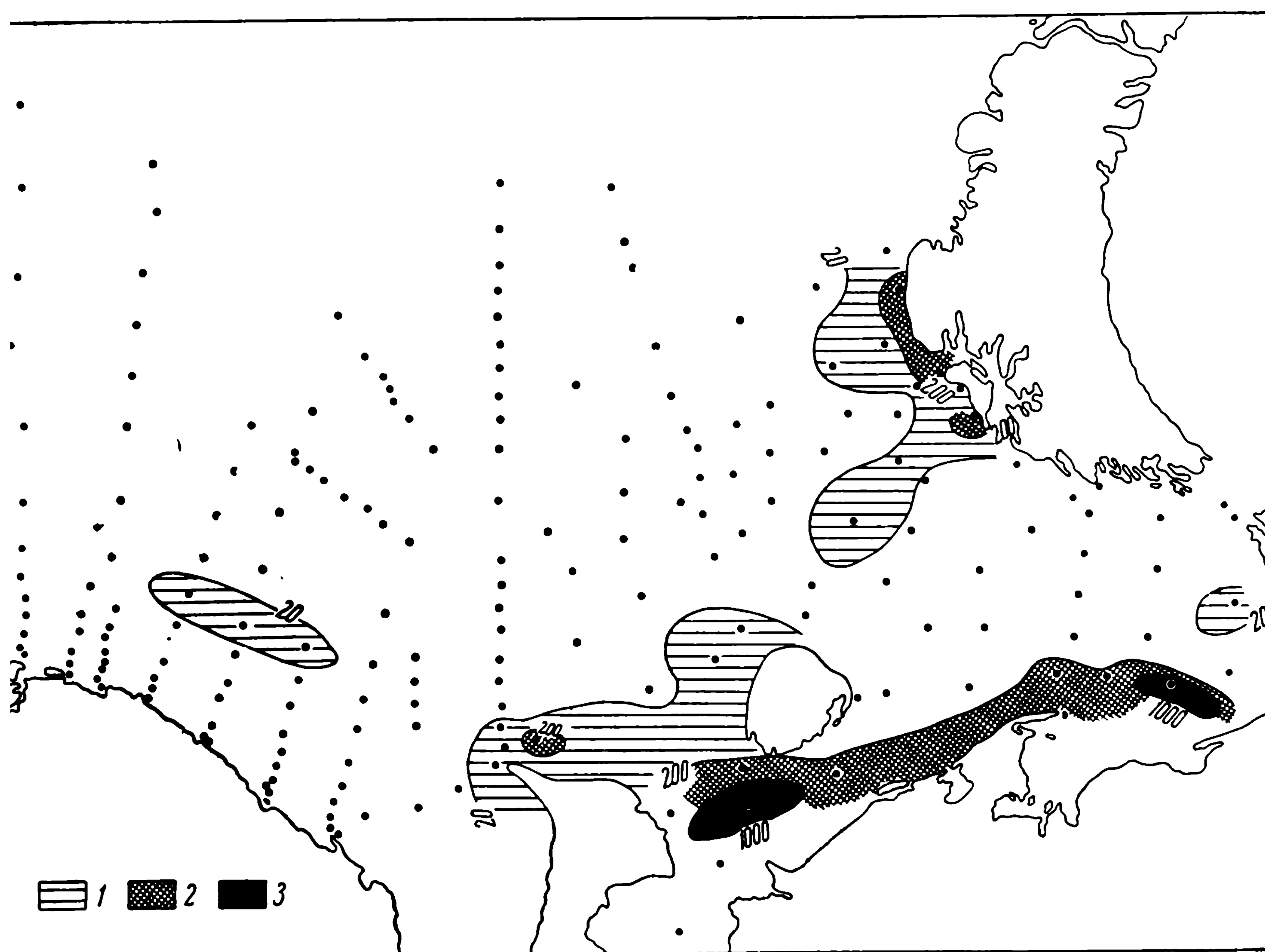


Рис. 14. Распределение *Fritillaria borealis* в слое 0 м—дно (экз. м³).
1 — > 20; 2 — > 200; 3 — > 1000.

горизонты водной толщи, где показатели температуры лежат в пределах от 0 до +3°. Примечательно, что биологической весной, при концентрации животных в верхних слоях воды, температура в слое 0—50 м чаще всего колеблется примерно в этом же интервале. Биомасса ниже 50 мг/м³ наблюдалась в тридцатимильной полосе прибрежья Восточного Мурмана, на юге Канинской банки, в Чешской губе и на ст. 779, 770, 769. Самой обширной обедненной планктоном областью являются Дальнезеленецкий разрез, часть Териберского и часть двух секущих Мурманское течение разрезов. Эта область в сущности делит весь район исследования на 2 части. Изопланкта 200 мг/м³ занимает бо́льшую площадь (за вычетом станций, где была существенная примесь медуз или эвфаузиид) на востоке района исследования, нежели на западе, а именно: южный склон Гусиной банки, часть Новоземельского и Гусиноземельского мелководий и северную часть Вайгачского района.

Обычно принято судить о планктической продуктивности по цифрам весенней биомассы, по ее максимуму, так как к лету развивается много планктических хищников, уничтожающих растительноядных планктеров. Кишечнополостных следовало бы отнести к категории «отрицательной» биомассы, так как их роль в создании органического вещества в море,

видимо, менее значительна, нежели их функция хищников, выедающих кормовую для следующего звена потребителей биомассу. Только гребневик-монофаг *Beroe cucumis*, вероятно, может являться исключением из этого правила. Но в изученном районе, по-видимому, рыб-планктофагов мало, и потребление биомассы, несмотря на относительное обилие кишечнопо-

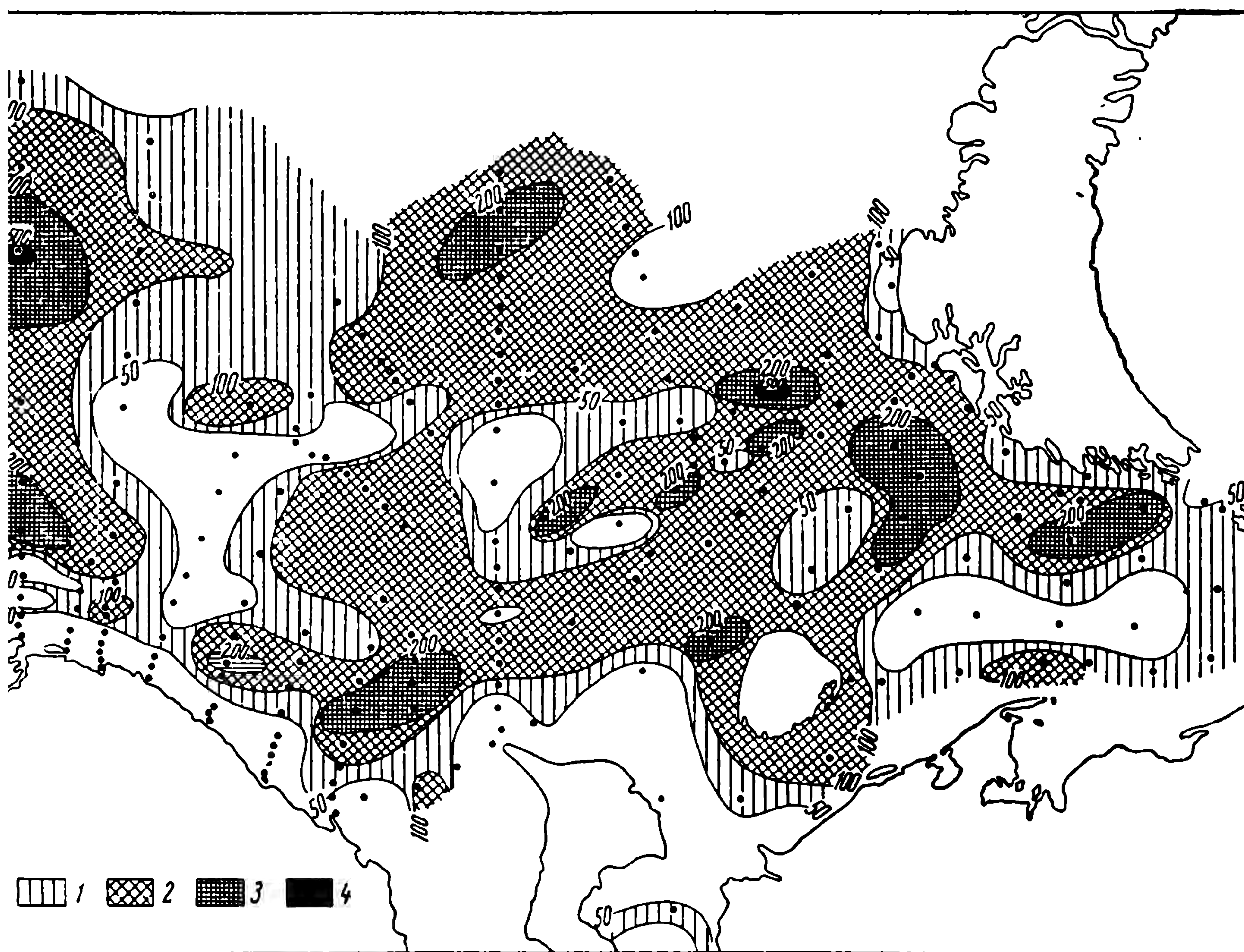


Рис. 15. Биомасса зоопланктона в слое 0 м—дно (мг/м³).
1 — > 50; 2 — > 100; 3 — > 200; 4 — > 500.

лостных, замедлено или вообще понижено. Таким образом, эти участки, высокопродуктивные по бентосу, судя по биологическому лету, должны быть высокопродуктивными и по планктону.

ЛИТЕРАТУРА

Броцкая В. А. и Л. А. Зенкевич. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.

Галкин Ю. И. 1964. Многолетние изменения в распределении двухстворчатых моллюсков в южной части Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 6 (10).

Зеликман Э. А. 1961. К плантической характеристике юго-восточного сектора Баренцева моря. В сб.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Восточного Мурмана, Мурманское книжн. изд.

Ходкина И. В. 1964. Иглокожие южной части Баренцева моря (по материалам 1957—1959 гг.). Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 6 (10).

И. К. Ржепишевский

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ БАЛЯНУСОВ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Распространение балянусов в юго-восточной части Баренцева моря зависит от ряда факторов, биотических и абиотических. В предлагаемой работе рассматриваются некоторые из этих факторов и их взаимосвязь.

Материалом послужили: пробы бентоса, собранные Лабораторией бентоса Мурманского морского биологического института (ММБИ) в 8-м рейсе э/с «Профессор Дерюгин» на 72 станциях; пробы бентоса, собранные на 22 станциях совместной экспедицией ММБИ и Северного отделения Полярного института рыбного хозяйства и океанографии (СевПИНРО) в Чешскую губу в 1964 г.[1]

Бентос собирался тралом Сигсби (ширина 135 см), драгой (ширина 80 см), дночерпателями Петерсена 0.2 м^2 и «Океан» 0.25 м^2. В 8-м рейсе на каждой станции, как правило, брали 2 дночерпателя и 1 драгу (или трал). Всего на 72 станциях было взято 141 дночерпательная и 75 дражных (траловых) проб.

С помощью дночерпателей балянусы обнаружены на 14 станциях в 15 из 28 взятых проб. Таким образом, в большинстве случаев лишь один из двух дночерпателей приносил балянусов. Драгой балянусы обнаружены на 40 станциях, т. е. более чем в 2.5 раза больше, чем «двойными» дночерпателями. Однако и драга не всегда обнаруживала наличие балянусов: в трех случаях, в то время как в дночерпателе они были, в драге балянусов не оказалось. Ввиду малой точности количественной методики мы проводим лишь качественный анализ имеющегося материала.

В Баренцевом море встречается 4 вида балянусов: три из них сублиторальные — *Balanus balanus* (L.), *B. crenatus* (Brug.) и *B. hammeri* (Asc.) и один литоральный — *B. balanoides* (L.).[2]

B. balanus — широко распространенный, циркумполярный, эвритермный, стеногалинный массовый вид. Обитает в средней и нижней сублиторали бореальных и арктических вод; в Баренцевом море от нижней границы отлива до глубины 285 м, а в Карском море — до глубины 520 м (Кузнецов, 1964).

B. crenatus — широко распространенный, арктически-бореальный, циркумполярный, эвритермный массовый вид. Обитает на несколько меньших и лучше прогреваемых летом глубинах, нежели *B. balanus*. Верхней границей обитания является нижняя часть литорали.

B. hammeri — бореальный вид, в собственно арктических водах с преобладанием или постоянством отрицательных температур не встречается. Интересен тем, что имеет прерывистый ареал распространения, чем демонстрирует свою стенобионтность. Встречается в Северной Атлантике в районе Исландии, у Фарерских островов. У берегов Западной Европы

[1] Пользуясь случаем, приношу благодарность м. н. с. А. Ф. Пушкину, собравшему и обработавшему пробы балянусов из Чешской губы.

[2] Характеристика видов дается главным образом по Н. И. Тарасову и Г. Б. Зевиной (1957).

он распространен от Ламанша до Скагеррака (Гурьянова, 1929). Образует процветающие колонии в Горле Белого моря, в Чешской губе и проливах Карские Ворота, Маточкин Шар. Приурочен к местам с сильными придонными течениями. На Мурмане он обнаружен дважды — на Кольском меридиане (70° с. ш. и 33°30′ в. д.) и у Харловских островов (Дерюгин, 1928).

B. balanoides — амфибореальный, холодноводный, типично литоральный вид, образующий, однако, в некоторых случаях сублиторальные поселения на глубине до 45 м. Предлагаемая работа основана на данных дночерпательных и траловых проб и рассматривает сублиторальных баянусов, поэтому *B. balanoides* упоминается лишь в случаях обнаружения его в сублиторали.

На рис. 1 изображена карта распространения балянусов. При ее рассмотрении видно, что поселения этих рачков распределены довольно неравномерно, что может быть связано с глубиной. Известно, что на Восточном Мурмане значительные поселения *B. balanus* и *B. crenatus* ограничены стометровой изобатой, а глубже их численность падает (Ржепишевский, 1958). Для всего района наших исследований это правило в общем подтверждается (что видно из рис. 2), но в отдельных его частях этой закономерности не наблюдается. Так, на рис. 1 видно, что к северу от Канинского полуострова находится район с глубинами до 200 м, где *B. balanus* встречается на всех станциях. Этот район отделяется от колоний на мелководье у Новой Земли широкой полосой пространства, где этот вид почти совсем не обнаружен. Глубины в районе «сплошной встречаемости» и полного отсутствия *B. balanus* сходны и не могут быть причиной столь резкой разницы его численности. Причиной не может быть ни структура грунтов, которые в обоих районах одинаково подходят для обитания балянусов, ни температура и соленость воды, которые вполне благоприятны для образования здесь колоний *B. balanus* и *B. crenatus*. Причины образования «пятна» сплошной встречаемости *B. balanus* будут обсуждаться несколько позже. Весьма интересным является тот факт, что в Чешской губе *B. balanus* встречается очень редко и был обнаружен лишь на одной станции, в то время как другие виды здесь процветают. Природа этого явления неясна. Возможно, это зависит от межвидовых отношений.

B. crenatus считается более мелководным видом, чем *B. balanus* (Тарасов и Зевина, 1957). Это подтверждается при сравнении ареалов их распространения (рис. 1, *А*, *Б*, и рис. 2).

B. hammeri в большом количестве обнаружен на шести станциях в Чешской губе (сборы А. Ф. Пушкина), в Карских Воротах и еще на четырех станциях между этими двумя пунктами. Все эти станции расположены в струе слегка опресненного сточного течения, направляющегося из Белого моря вокруг Канинского полуострова и Тиманского берега к востоку.

B. balanoides (также в больших количествах) обнаружен в сублиторали Чешской губы почти повсеместно на глубинах от 7 до 30 м и в условиях различной солености.

Обсуждение причин, которые могут влиять на распределение поселений балянусов, удобней начинать с *B. hammeri*. Этот вид хотя и распространен в широких географических и температурных пределах (Гренландия—Ирландское море—проливы Новой Земли), но его ареал прерывист. Так, если двигаться с теплым Северо-Атлантическим течением вдоль берегов Европы, то после поселений *B. hammeri* в Ирландском море и у берегов Западной Европы следующая процветающая его колония обнаруживается лишь в Горле Белого моря. Спорадичность распространения этого вида обычно объясняется приуроченностью к местам с сильным течением (реофилией), а также тем, что он не встречается в воде со сколько-

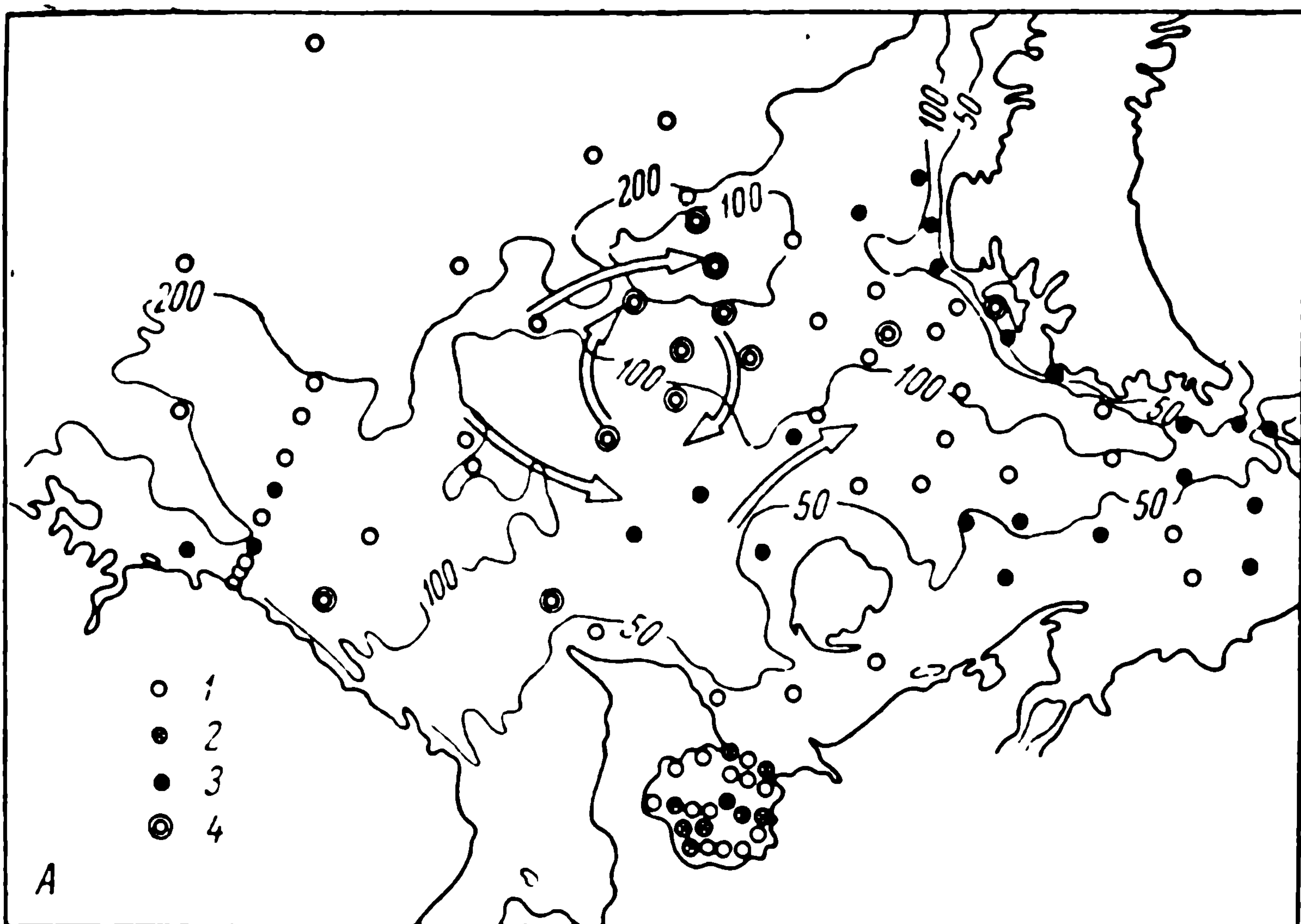
нибудь пониженной соленостью (Тарасов и Зевина, 1957). Такое объяснение прерывистости ареала не кажется исчерпывающим, так как имагинальные стадии *B. hammeri* были дважды обнаружены на Восточном Мурмане (Дерюгин, 1928), где течения сравнительно невелики, а его личинки в этом же районе встречались нами хотя и единично, но много раз в течение 10 лет (с 1954 по 1964 гг.). Следовательно, *B. hammeri* способен и жить, и размножаться не только в условиях сильных течений, как в Горле Белого моря, но и в местах со слабыми течениями, как на Восточном Мурмане, только здесь он малочислен. С другой стороны, в местах, как будто бы подходящих для образования поселений этого вида, где сильны придонные течения и опреснения нет (например, в районе м. Святой Нос, в салме у Харловских островов), *B. hammeri* не был обнаружен, а его личинки встречались не чаще, чем в других местах. Следовательно, одного течения для процветания *B. hammeri* недостаточно, необходимы еще какие-то условия. Наличие обильных колоний этого балянуса в несколько опресненном Горле Белого моря (Тимонов, 1929) показывает, что небольшое понижение солености ($27^0/_{00}$) нисколько ему не вредит. Очевидно существуют еще какие-то другие причины, ограничивающие распространение *B. hammeri* даже там, где этот вид, казалось бы, должен процветать.

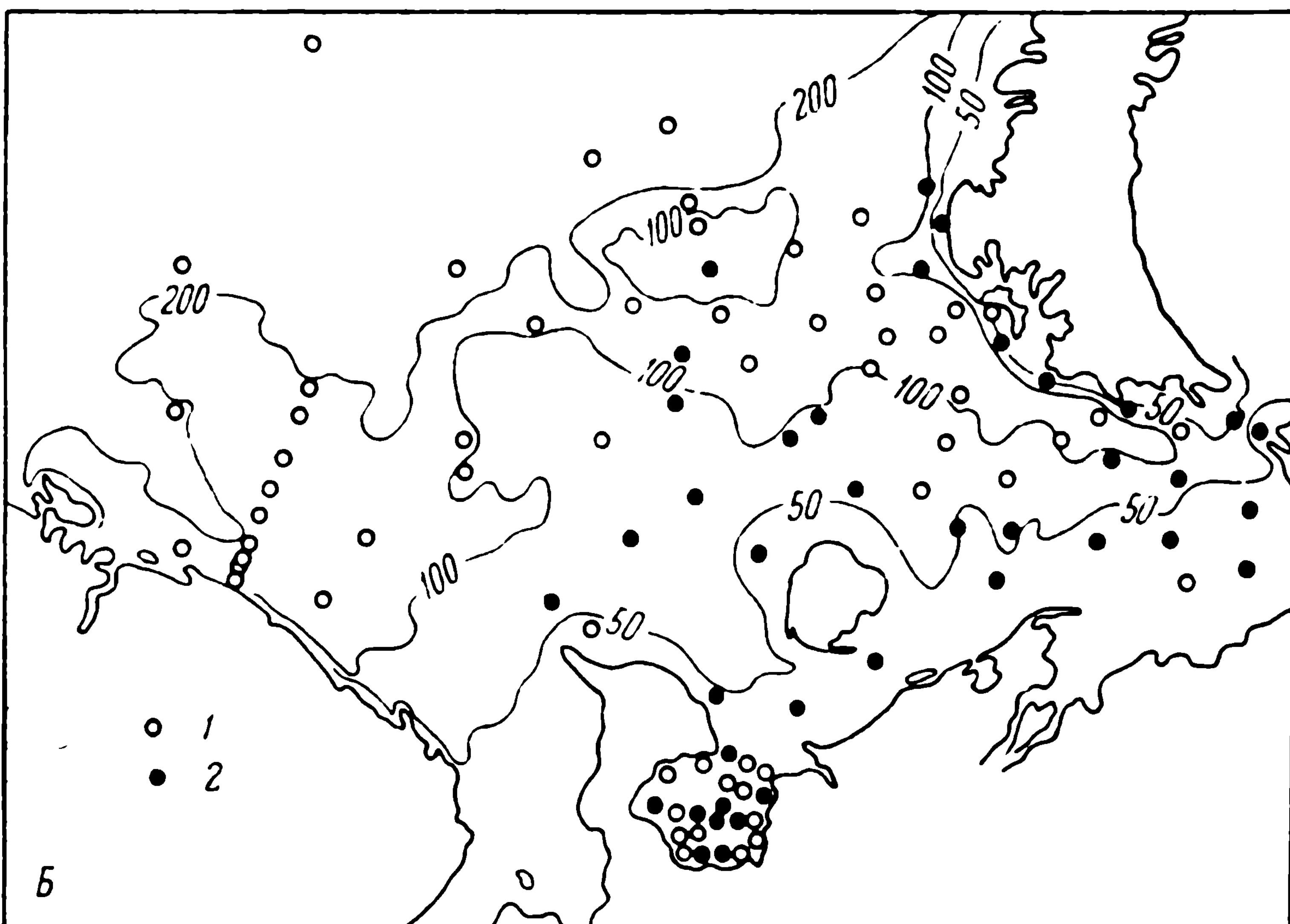
Весьма важным моментом в жизни популяции является восстановление ее естественной убыли за счет появления новых, молодых особей. Недостаточность этого процесса вызовет сокращение или исчезновение колонии балянусов. Чтобы колония не исчезла, необходимы два условия: 1) чтобы в период оседания циприсов эти личинки оказались над колонией балянусов и притом в достаточном количестве; 2) чтобы местные гидрологические факторы не препятствовали движению личинок ко дну и оседанию на субстрат. Для лучшего понимания первого условия рассмотрим, за счет каких личинок происходит восстановление колонии балянусов, обитающей в струе постоянного течения. С момента вымета личинок этой колонией до момента готовности личинок к оседанию проходит не менее полутора месяцев. За это время даже самое слабое течение унесет личинок далеко от места вымета, а над колонией окажутся личинки, выметанные балянусами других поселений, расположенных выше по течению. Для их восстановления, в свою очередь, необходимо оседание личинок, отрожденных популяцией, расположенной еще выше, и т. д. Самая верхняя популяция должна сама себя обеспечивать личинками, должна быть самовосстанавливающейся. Это может произойти лишь в том случае, когда на постоянном течении существует застойная зона, в которой личинки балянусов будут находиться до тех пор, пока не пройдут весь цикл планктонного развития (в нашем случае не менее полутора месяцев). Такая зона может образоваться в местах резкого изменения рельефа дна, у островов и т. д.

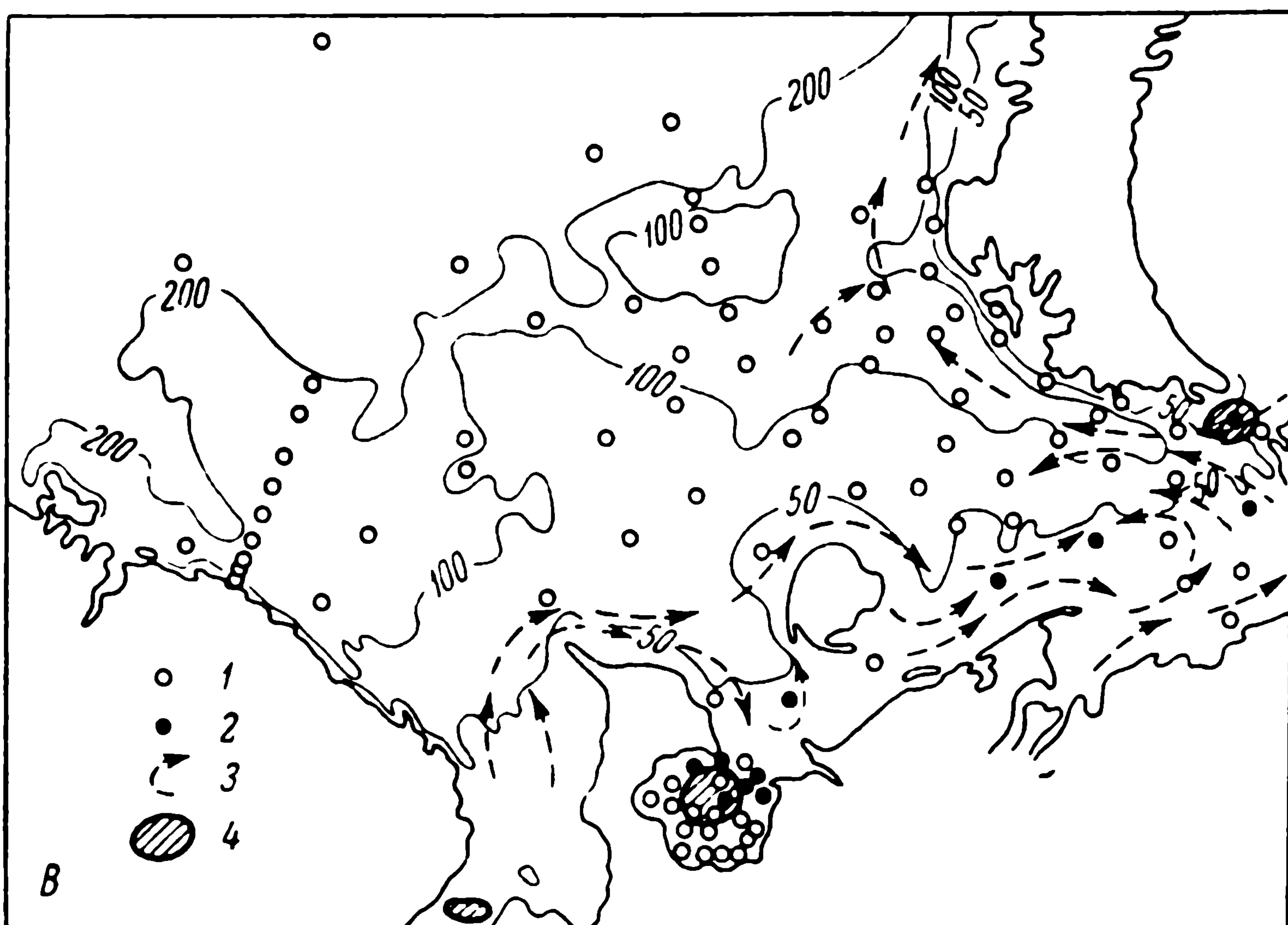
Таким образом, существование популяций балянусов (либо других бентических животных с планктонной личинкой) в струе постоянного течения возможно лишь тогда, когда в верхней части этого течения существует застойная зона, в которой возможно образование исходной или «маточной» самовосстанавливающейся популяции, снабжающей оседающими личинками расположенные ниже поселения. В зоне действия постоянного течения, следовательно, можно выделить следующие типы популяций: «исходную», или «маточную», самовосстанавливающуюся

Рис. 1. Распределение балянусов.

А — распространение *Balanus balanoides* и *B. balanus*; *1* — отсутствуют; *2* — *B. balanoides*; *3* — *B. balanus*, взрослые и молодь; *4* — *B. balanus*, молодь отсутствует или встречается единично. *Стрелкой* указано направление течений. *Б* — распространение *Balanus crenatus*: *1* — отсутствуют; *2* — встречаются. *В* — распространение *Balanus hammeri*: *1* — отсутствуют; *2* — встречаются; *3* — сточное течение из Белого моря; *4* — «маточное» поселение.


200
100
50
1
2
3
4
А


200
100
50
1
2
Б


200
100
50
1
2
3
4
В

популяцию, находящуюся на верхней (по течению) границе ареала обитания вида; «концевую» популяцию, расположенную на нижней границе ареала, которая только «потребляет» личинок, а ее собственные уносятся за пределы ареала и там погибают из-за отсутствия подходящих условий обитания, и, наконец, колонии, находящиеся между двумя пограничными популяциями. Такие колонии являются продуцентом личинок в отношении нижнего и потребителем в отношении верхнего поселения. «Маточные» популяции могут возникать также по ходу постоянного течения в местах, где оно нарушается рельефом дна или берега.

Науплиусы, отрожденные первичной популяцией, движутся вместе с течением и по мере превращения в циприсовидных личинок стремятся осесть на дно. Однако образовать размножающуюся колонию они могут

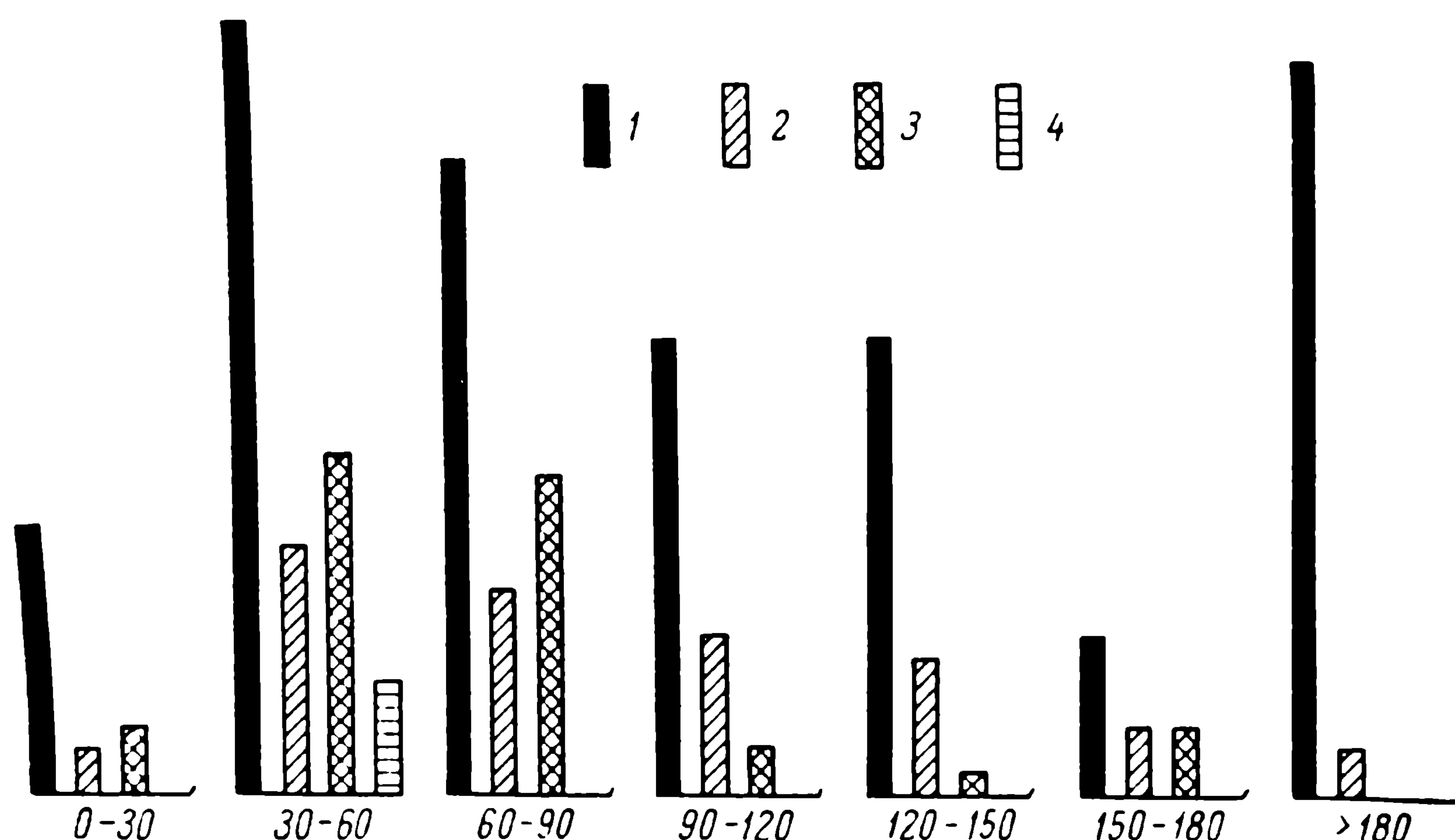


Рис. 2. Частота встречаемости балянусов трех видов в зависимости от глубины (через каждые 30 метров).

1 — общее количество станций на данной глубине; 2 — *B. balanus*; 3 — *B. crenatus*; 4 — *B. hammeri*.

лишь в таком месте, где есть подходящие экологические условия для ее существования. Для эврибионтных видов такие условия встречаются чаще, для стенобионтных — реже. На основании этих рассуждений механизм образования прерывистого ареала *B. hammeri* можно представить себе следующим образом.

Стенобионтный *B. hammeri* находит условия для образования процветающих колоний в некоторых проливах, где существуют сильные течения — периодические (приливо-отливные) и постоянные. Периодические течения будут способствовать лишь равномерному распределению личинок по всей ширине пролива, а постоянные будут выносить личинок в море. Однако, судя по тому, что поселения *B. hammeri* существуют именно в проливах, а в прилегающих частях моря его нет или очень мало, в проливах личинок остается вполне достаточно для образования многочисленных колоний; колонии эти «маточные», самовосстанавливающиеся, так как перенос личинок извне исключается.

Личинки, выметанные в узком проливе и вынесенные в море, разносятся по большой акватории. Здесь они не образуют колоний прежде всего потому, что их очень мало, они оказываются разнесенными так далеко друг от друга, что не всегда могут осесть рядом с особью своего вида и обеспечить перекрестное оплодотворение. При самооплодотворении же (если оно есть у *B. hammeri*) жизнеспособность личинок оказывается пониженной, что также не способствует увеличению численности этого рачка.

Кроме того, вне проливов экологические условия, очевидно, далеко не оптимальны и не соответствуют требованиям *B. hammeri*, поэтому вне мест маточных популяций он встречается редко, а обильные поселения образует лишь в тех редких местах, где присутствуют два плохо совмещающихся условия — сильные течения и застойные зоны, в которых сохраняются личинки. Сохранение личинок в Карских Воротах можно объяснить наличием в этом проливе двух циклонических течений (Максимов, 1937).

В Горле Белого моря, как известно, существуют два противоположно направленных течения — одно сточное, проходящее посередине Горла в сторону Воронки, другое — вдоль Терского (западного) берега внутрь Белого моря (Тимонов, 1929). Кроме них, вдоль Зимнего (восточного) берега существует Мезенский сток, сначала направленный также внутрь Горла, а затем смешивающийся с беломорским стоком (Максимов, 1938). Вся система циклонических и противоположно направленных течений, очевидно, и обеспечивает сохранение личинок в обоих проливах. Один из локальных ареалов *B. hammeri* расположен у Фарерских островов. Весьма возможно, что его возникновение связано с наличием вокруг этих островов кругового течения (Ярогов, 1959).

Конечно, возможны и другие механизмы удерживания личинок в определенном месте. Например, личинки литорального *B. balanoides*, которые должны осесть на литораль, могут удерживаться вблизи последней, мигрируя в те слои воды, которые при движении от берега имеют минимальную скорость, а к берегу — максимальную. Подобные приспособления можно предполагать и у личинок сублиторальных видов. Эти предположения, разумеется, требуют проверки.

Обеспеченность личинками колоний *B. hammeri* в Чешской губе можно легко объяснить наличием в западной ее части кругового движения воды и плохим промыванием течениями этого большого мелководного залива с относительно узким выходом.

На рис. 1, *В* видно, что в юго-восточной части Баренцева моря *B. hammeri* встречается в струе сточного беломорского течения. В промежутке между чешской и карской колонией единичные особи обнаружены на четырех станциях из двенадцати. Создается впечатление, что эти особи образовались из личинок, которые были вынесены из Чешской губы и двигались по течению к проливам Новой Земли, оседая по пути. Исходя из того, что экологические условия в этих местах допускают существование отдельных особей *B. hammeri*, можно предположить, что этот вид может быть представлен здесь и более многочисленными популяциями. Это предположение основывается на том, что беломорский сток в Печорском море поворачивает к западу, образуя циклоническое течение, в котором личинки *B. hammeri* должны оставаться длительное время и успевать оседать в этом районе. То, что в пробах бентоса *B. hammeri* обнаружен в небольших количествах, может объясняться либо несовершенством методики сбора проб, либо пятнистостью его ареала. В Горле Белого моря наиболее многочисленные поселения следует искать вдоль границ встречных течений.

Рассуждение о механизме распространения баляпусов в струе постоянного течения на практике оказывается справедливым только для *B. hammeri* — стенобионтного вида. Если же речь идет о эврибионтных видах (например, *B. balanus* и *B. crenatus*), ареал распространения которых лежит в широких географических пределах, эти рассуждения оказываются абстрактными, так как на большой акватории всегда есть возвратные течения, создающие перенос личинок по замкнутому кругу. Сама широта ареала уже доказывает существование этих течений. Эврибионтность вида с планктонной личинкой способствует расширению его ареала вдвойне: во-первых, потому, что он способен обитать в широких географических пределах,

во-вторых, потому, что при расширении его ареала в перенос его личинок включается все большее количество течений, которые улучшают разнос личинок и восстановление естественной убыли исходных популяций. Однако и для этих видов, видимо, можно выделить районы, где генерирование личинок преобладает над оседанием, районы, где преобладает «потребление» личинок, и, наконец, промежуточный тип.

Итак, первым условием, необходимым для восстановления естественной убыли особей колонии балянусов, является наличие в толще воды оседающих над ней личинок. Вторым условием являются благоприятные гидрологические факторы. Для того чтобы осесть на субстрат, личинке необходимо преодолеть толщу воды, иногда в сотни метров. При этом ей приходится проходить слои с разной соленостью, плотностью, преодолевать слой температурного скачка, что для нее не всегда легко. Так, при изменении температуры воды личинки *B. balanoides* меняют знак фототаксиса (Runnström, 1924—1925); Барнс установил, что личинки балянусов небезразличны к изменению солености (Barnes, 1953), и т. д. Поэтому можно думать, что опускание личинки ко дну — непростой процесс, и происходит он лучше в условиях гомотермии и гомогалинности. Считается, что вертикальные токи способствуют прониканию ко дну личинок (Тарасов и Зевина, 1957) и тем помогают образованию процветающих популяций. Кроме того, в местах с улучшенной вертикальной циркуляцией фитопланктон развивается особенно обильно, создавая благоприятные условия для питания балянусов и их личинок. Процветание колоний балянусов связано, таким образом, не только с горизонтальным, но и с вертикальным перемещением вод (Ржепишевский, 1958).

Выше мы отмечали, что сохранение личинок в одном месте акватории способствует росту численности популяции балянусов в этом месте. С этой точки зрения наличие к северу от Канинской земли района «сплошной встречаемости» *B. balanus* можно объяснить постоянным циклоническим течением (рис. 1, *A*), существующим в этом районе (Танцюра, 1959), из которого личинки *B. balanus* не выносятся в другие места, оседая здесь же. Подтвердить это предположение могло бы наличие большей концентрации науплиусов в этом районе в сравнении с соседними в период, предшествующий превращению их в ципрconfig. Таким материалом мы не располагали, так как в период, когда собирался представляемый материал, оседание циприсов уже началось, и часть личинок исчезла из планктона. Зато по количеству и размеру молодых балянусов, обнаруживающихся на домиках взрослых особей, можно было составить некоторое суждение об интенсивности и сроках оседания циприсов в разных частях района исследования. Осевший циприс не позже чем через сутки превращается в молодого балянуса размером 0.75—0.85 мм и начинает быстро расти. Размеры обнаруженной нами молоди были от 0.75 до 2.5 мм по продольной оси тела. По этим размерам можно было судить о возрасте этих особей и о времени их оседания. При сравнении выяснилось, что молодь в южных частях района исследования заметно больших размеров (1.2—2.5 мм), чем в северных, и более многочисленна. Исключение составляет только одна из трех самых северных станций на мелководье у Новой Земли, где наблюдалось очень обильное оседание.

Неодновременность оседания циприсов вызвана разницей в сроках развития фитопланктона, который является не только пищей личинок, но и фактором, вызывающим их вымет (Barnes, 1957; Ржепишевский, 1960) Вегетация фитопланктона связана с гидрохимическими и гидрологическими факторами, но прежде всего с длиной светового дня и поэтому на юге начинается раньше.

Интересно отметить, что к северу от Канинской земли в районе «сплошной встречаемости» *B. balanus* на большинстве станций осевшей молоди

не обнаружилось совершенно и только в двух случаях наблюдались единичные (1—3 экз.), только что осевшие особи. Развитие и оседание циприсов в этом районе задержалось. Эта задержка явно локальная, но не широтная, так как к востоку на той же широте и даже севернее, на станциях, взятых на неделю раньше, уже отмечено обильное оседание личинок.

Позднее оседание циприсов могло быть вызвано либо торможением их развития (пища, температура?), либо задержкой их вымета по сравнению с соседними районами. Как вымет, так и развитие связаны прежде всего со сроками вегетации фитопланктона, начало которого могло здесь запоздать по каким-то местным причинам, возможно связанным с циклоническим течением. Не исключена также возможность того, что развившийся своевременно в верхних слоях воды фитопланктон не сразу достигает дна из-за гидрологических особенностей этого района, циклонического течения, слабого напряжения струй постоянных течений и т. п. (Танцюра, 1959), а несколько задерживается, вследствие чего вымет личинок баланусами также запаздывает.

Все высказанные здесь соображения основываются на одном несомненном факте — существовании обособленного района, где экологические условия способствуют образованию колоний баланусов на дне, но задерживают развитие и оседание их личинок.

ЛИТЕРАТУРА

Гурьянова Е. Ф. 1929. К вопросу о составе и распределению бентоса Чешской губы. Тр. Инст. по изуч. Севера, вып. 43.

Дерюгин К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исслед. морей СССР, вып. 7—8.

Кузнецов В. В. 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. Изд. «Наука», М.—Л.

Максимов И. В. 1937. Краткая характеристика гидрологического режима пролива Карские Ворота. Природа, № 4.

Максимов И. В. 1938. О постоянных течениях в горле Белого моря. Пробл. Арктики, вып. 2.

Ржепишевский И. К. 1958. Распределение и динамика численности личинок баланусов в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., т. IV.

Ржепишевский И. К. 1960. Размножение усоного рачка *B. balanoides* (L.) на Восточном Мурмане. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 2 (6).

Танцюра А. И. 1959. О течениях Баренцева моря. Тр. Полярн. н.-исл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. XI.

Тарасов Н. И. и Г. Б. Зевина. 1957. Фауна СССР. Ракообразные. Усоногие раки (*Cirripedia Thoracica*) морей СССР, т. IV, вып. 1.

Тимонов В. В. 1929. О водообмене между Белым и Баренцевым морями. Тр. Инст. по изуч. Севера, вып. 40.

Ярогов Б. А. 1959. Восточно-Исландское течение. Тр. Полярн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. XI.

Barnes H. 1953. The effect of lowered salinities on some barnacle nauplii. J. Animal. Ecol., vol. 22, № 2.

Barnes H. 1957. Processes of the restoration and sinchronization in marine ecology; the spring diatom increase and the «spawning» of the common barnacle, *Balanus balanoides* (L.). Année biol., i. 33.

Runnström S. 1924—1925. Zur Biologie und Entwicklung von *Balanus balanoides* (L.). Bergens Mus. Aarbok, Hf. 1.

Н. А. Пахомова

ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ (DECAPODA CRUSTACEA) ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Изучение *Decapoda* Баренцева моря было начато в 1878 г. во время плавания голландского экспедиционного судна «Willem Barents». Эта экспедиция охватила все море, но сравнительно небольшое (около 20) количество станций и их большая разбросанность не позволили получить исчерпывающих данных. В результате этого исследования было описано 8 видов *Decapoda* (Hoek, 1882). Исследование десятиногих раков Баренцева моря продолжил А. А. Бируля, работы которого считаются классическими. Им описано 22 вида *Decapoda* и дано их распределение в прибрежных районах (Бируля, 1897, 1899, 1900, 1906, 1910).

Юго-восточная часть Баренцева моря (к востоку от 49° в. д.) исследована В. В. Алпатовым (1923), который дал список видов *Decapoda*, обнаруженных им на 10 станциях. В 1932 г. вышла работа Г. П. Горбунова о фауне десятиногих раков Земли Франца-Иосифа. Качественный состав раков Восточного Мурмана подробно изучен Н. К. Зонтовой (1958). В этой работе, кроме списка видов, дано распределение их в зависимости от температуры. Сведения о составе и распределении *Decapoda* имеются также в общих работах по бентосу Баренцева моря (Дерюгин, 1915, 1924; Филатова, 1938; Броцкая и Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Зацепин, 1962).

В настоящей статье дается качественная характеристика десятиногих раков южной части Баренцева моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Автором обработаны сборы 1957—1959 гг., произведенные во время 2-го, 3-го и 8-го рейсов экспедиционных судов Мурманского морского биологического института «Диана» и «Профессор Дерюгин» в районе, ограниченном на западе 34° в. д., на севере — 72° с. ш. (рис. 1). Материал собран тралом «Сигсби» и дночерпателем «Океан» с площадью захвата 0.25 м^2.

Из 151 траловой станции *Decapoda* встречены на 86 (57%). В дночерпательных пробах процент попадания раков очень низок: из 386 проб они отмечены в 28 (6%). Эти факты подтверждают вывод, сделанный В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939), о непригодности дночерпателя при изучении крупных и подвижных животных эпифауны. Весь имеющийся материал обработан только качественно. Значение отдельных видов в фауне оценивалось по частоте встречаемости, которая определялась от числа станций, где были обнаружены раки. Распространение видов в зависимости от распределения глубин и температур основано на данных, полученных во время тех же рейсов, которые дали материал по *Decapoda* (Кондрацова, 1964). Для оценки грунтов была использована карта М. В. Кленовой (1960). Размеры, приведенные для некоторых видов, представляют длину тела от конца рострума до конца тельсона.

Pandalus borealis Kröyer (рис. 2)

Арктическо-бореальный вид; в Баренцевом море довольно широко распространен. Наиболее густо заселяет юго-западную часть моря, про-

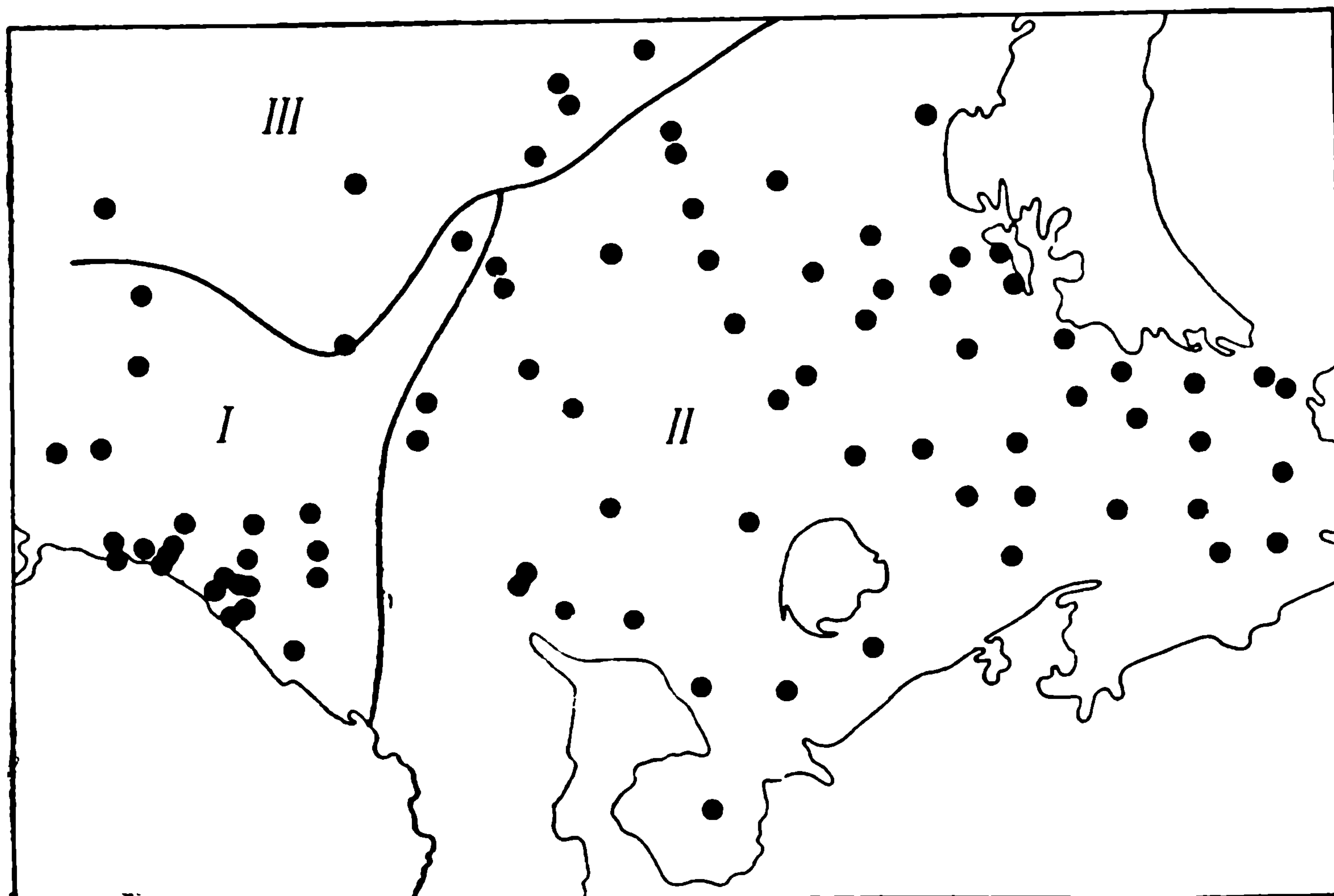


Рис. 1. Схема станций.

Районы: I — западный, II — восточный, III — глубоководный.

греваемую Нордкапским течением. Отдельные находки его у Земли Франца-Иосифа, восточного и западного Шпицбергена и близ мыса Желания совпадают с разветвлениями теплого течения. Материалы 1957—1959 гг. подтверждают приуроченность *P. borealis* к атлантическим водам.

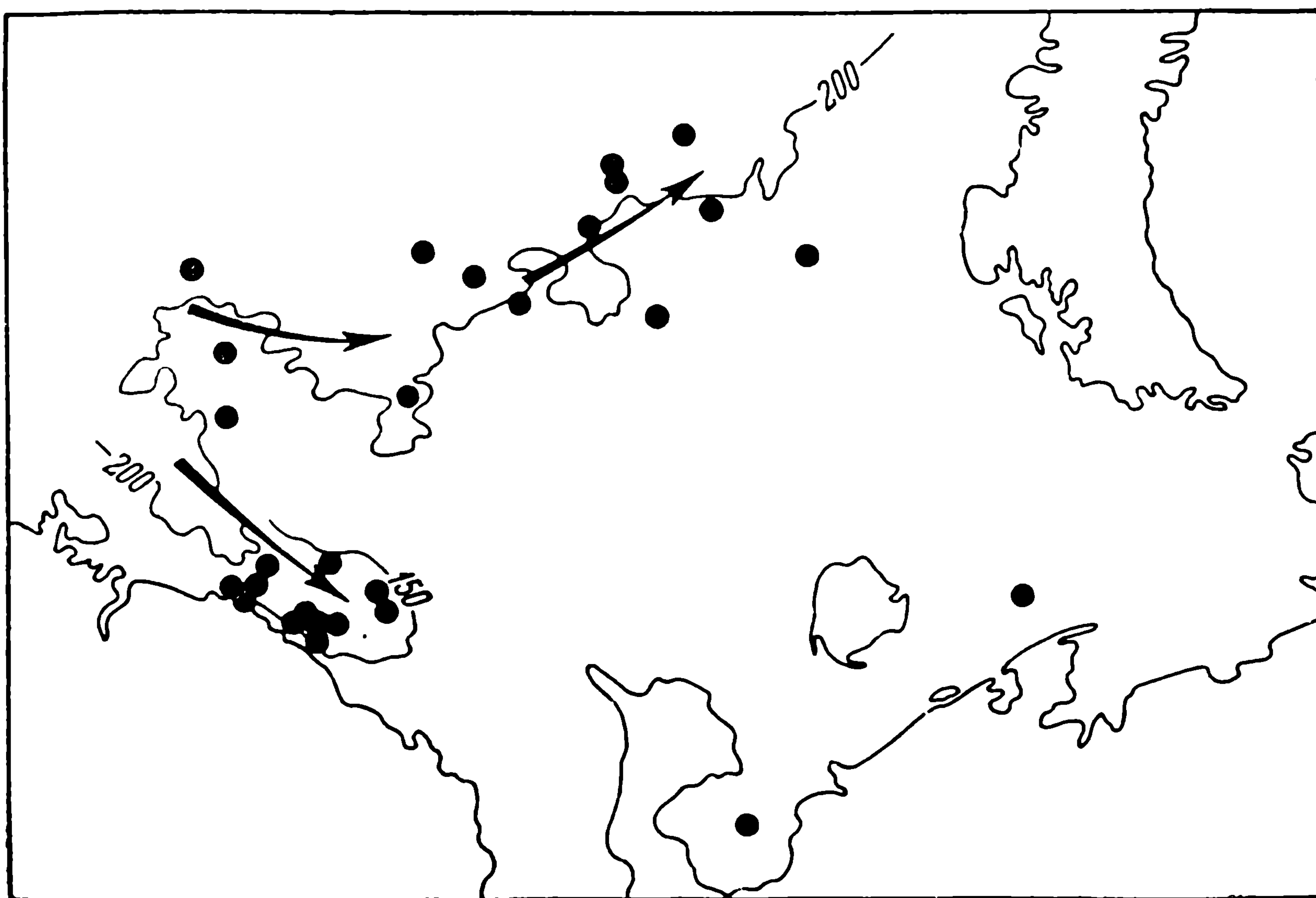


Рис. 2. Распространение *Pandalus borealis*.

Течения здесь и далее — по Танцюре (1959), изобаты 150 и 200 м — по Морскому атласу (1950).

Вид найден почти исключительно в области действия теплых течений: Новоземельского и Мурманского прибрежного.[1] На глубинах меньших 150 м *P. borealis* встречается редко: в мелководной юго-восточной части района только на 3 станциях выловлено по 1 экземпляру — к северу от п-ова Канин, в Чёшской губе и на Печорском мелководье. В своем распространении *P. borealis* приурочен к илистым грунтам.

Pandalus montagui Leach

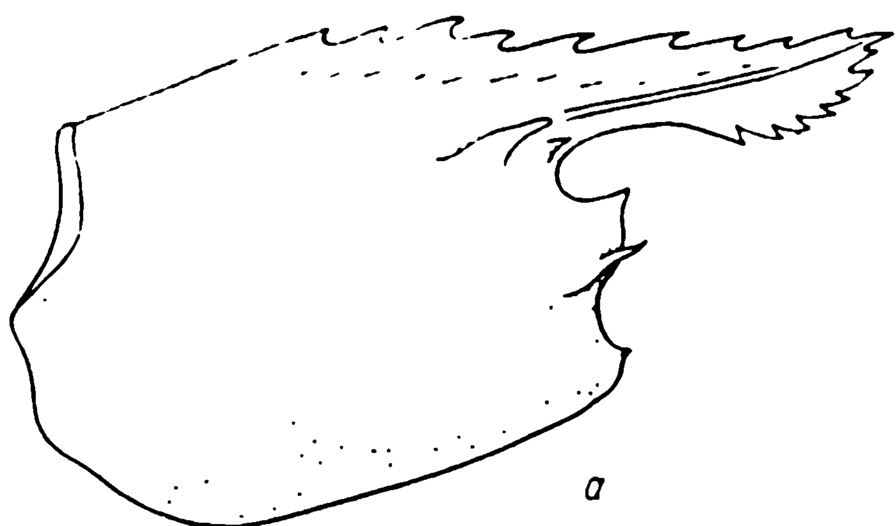
Бореальный вид; в Баренцевом море встречается вдоль Мурманского побережья. По материалам 1957—1959 гг. был встречен на двух станциях на Дальнезеленецком разрезе и возле о. Нокуева (38° в. д.). Эти местонахождения *P. montagui* совпадают с данными А. А. Бирули (1899). Вид обитает на литорали и в сублиторали, не спускаясь глубже 100 м. Встречен на песчаном грунте.

Spirontocaris spinus (Sowerby)

Арктический, циркумполярный вид; в Баренцевом море довольно обычен. В южной части моря распространен рассеяно на глубинах до 150 м; как правило, его распространение здесь тесно связано с песчаными грунтами и придонными температурами от —1.9 до 2°.

Spirontocaris securifrons (Norman)

Бореальный вид; в Баренцевом море ранее был отмечен только в западной части моря, в открытой части Кольского залива и на Дальнезеленецком разрезе. К. М. Дерюгин (1915) восточной границей его распространения считал Кольский залив (33° в. д.). В 1958 г. вид был встречен всего на 1 станции, расположенной в начале склона Центральной впадины, вблизи главной струи Новоземельского течения (41° в. д.), на глубине 190 м, грунт — илистый песок. Это местонахождение вида в открытом море является новым.



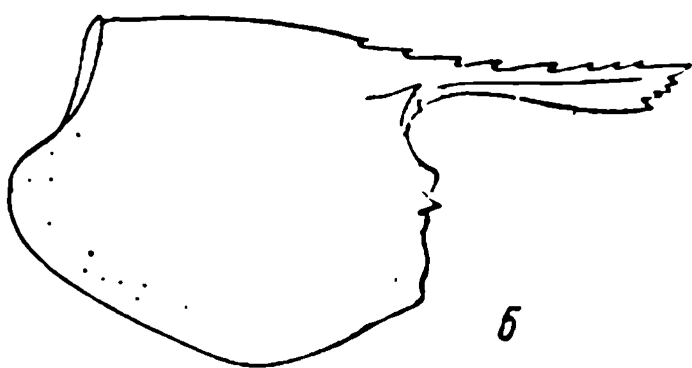


Рис. 3. Половой диморфизм *Spirontocaris turgida*.

а — форма карапакса и рострума самки; б — форма карапакса и рострума самца.

Spirontocaris turgida (Kröyer)

Арктическая, циркумполярная форма, характерная для прибрежных районов, заливов и фиордов. В Баренцевом море описана в Кольском заливе, на побережье Мурмана, у Земли Франца-Иосифа. По материалам 1957—1959 гг., вид встречен на 10 станциях: 6 станций расположены на Новоземельском мелководье, 2 станции — на Печорском мелководье, 1 станция — к северу от о. Колгуев и 1 станция — на Мурманском побережье (у Семи островов). Чаще всего встречается на глубинах до 50 м, но найден от 19 до 167 м. Предпочитает песчаные грунты. Как правило,

[1] Названия течений даются по Танцюре (1959).

S. turgida встречается вместе с *Lebbeus polaris*. Самка и самец *S. turgida* очень отличаются по своему внешнему виду (рис. 3): самки более крупные (их размер от 20 до 40 см), с сильно развитыми зубцами на карапаксе и роструме; самцы не превышают 19 см, рострум у них узкий, длинный, вооруженный мелкими зубчиками, которые на верхней стороне рострума иногда могут отсутствовать. Надглазничные шипы также небольшие, а нижний иногда настолько мал, что его трудно обнаружить даже под увеличением.

Lebbeus polaris (Sabine)

Арктическо-бореальная циркумполярная форма; в Баренцевом море распространена у о. Медвежий, на восточном Шпицбергене, у о. Короля Карла, часто встречается у Земли Франца-Иосифа и вдоль всего побережья Мурмана. В районе исследования обнаружен у юго-западного побережья Новой Земли, в проливе Карские Ворота, на Печорском мелководье, на Канинско-Колгуевском мелководье и на побережье Мурмана. Так же как и *Spirontocaris turgida*, *Lebbeus polaris* встречается на глубинах до 50 м и на песчаных грунтах.

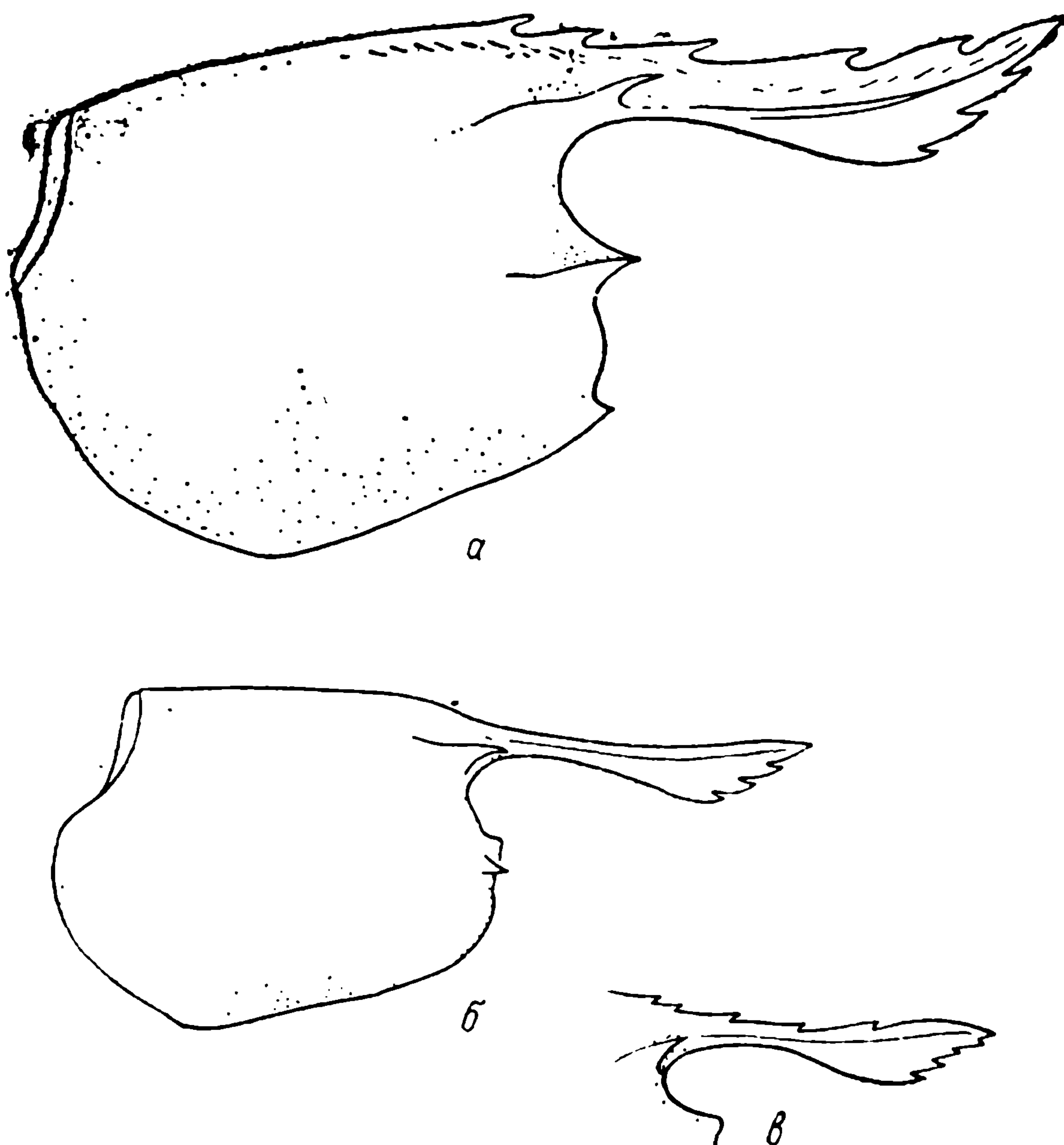


Рис. 4. Изменчивость формы рострума *Lebbeus polaris*.

а — карапакс и рострум самки; *б* — карапакс и рострум самцов размером 35—47 см; *в* — рострум самцов размером 28—36 см.

Отмечается большая изменчивость формы рострума (рис. 4). У самцов верхняя пластинка или совершенно лишена зубцов, или вооружена мелкими зубчиками. Зазубренность рострума свойственна молодым экземплярам самцов (размером от 28 до 36 см), более старые (35—47 см) имеют гладкий рострум.

Sclerocrangon boreas (Phipps)

Арктическо-бореальный вид; в Баренцевом море указан для всего Мурманского побережья, отмечен у Земли Франца-Иосифа, в Канинско-Печорском районе, т. е. в прибрежных мелководных участках моря. В исследуемом районе вид найден на 13 станциях, 12 из которых расположены на Канинско-Печорском мелководье и одна станция — на Дальнезеленецком разрезе. Глубина нахождения 30—120 м. Отмечен на всех грунтах, но преобладает на песчаном.

Crangon allmanni Kinahan (рис. 5)

Типичный представитель бореальной фауны; в Баренцевом море указан для Кольского залива, обнаружен в Кильдинской салме, у Иоконьгских островов, у Святого Носа. Горло Белого моря считалось самым восточным

местонахождением вида (Бируля, 1897; Дерюгин, 1928). По материалам 1957—1959 гг., найден на 5 станциях в Приканинском районе на глубине 30—50 м, преимущественно на песчаном грунте. Все эти станции расположены восточнее приводимой ранее границы его распространения на восток.

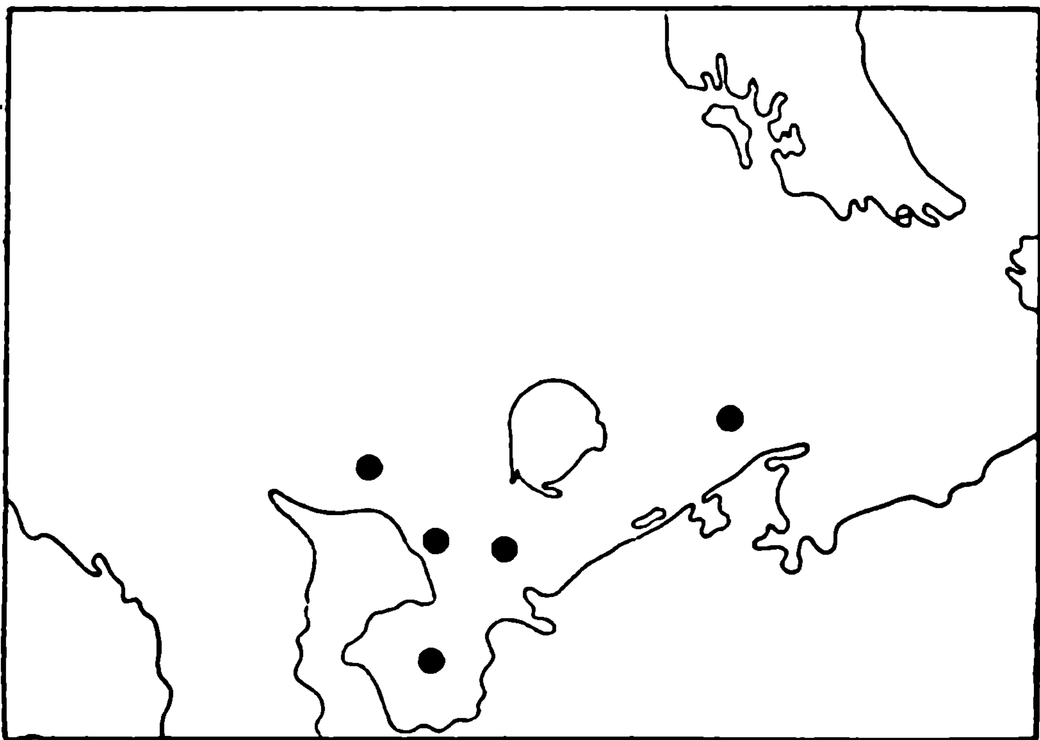


Рис. 5. Распространение *Grangon allmanni.*

Eualis gaimardi Milne-Edwards (рис. 6)

Этот арктическо-бореальный, циркумполярный вид представлен в Баренцевом море тремя формами: *E. gaimardi gaimardi* (Milne—Edwards).

Распространен в бореальной и арктической областях; в Баренцевом море встречается в западной части моря; весьма обычный вид у побережья Мурмана и в Кольском заливе. Самое восточное нахождение этого подвида отмечено на 49° в. д. (Бируля, 1910). По материалам 1957—1959 гг. обнаружен на 5 станциях; глубина нахождения 70—220 м, обитает на различных грунтах.

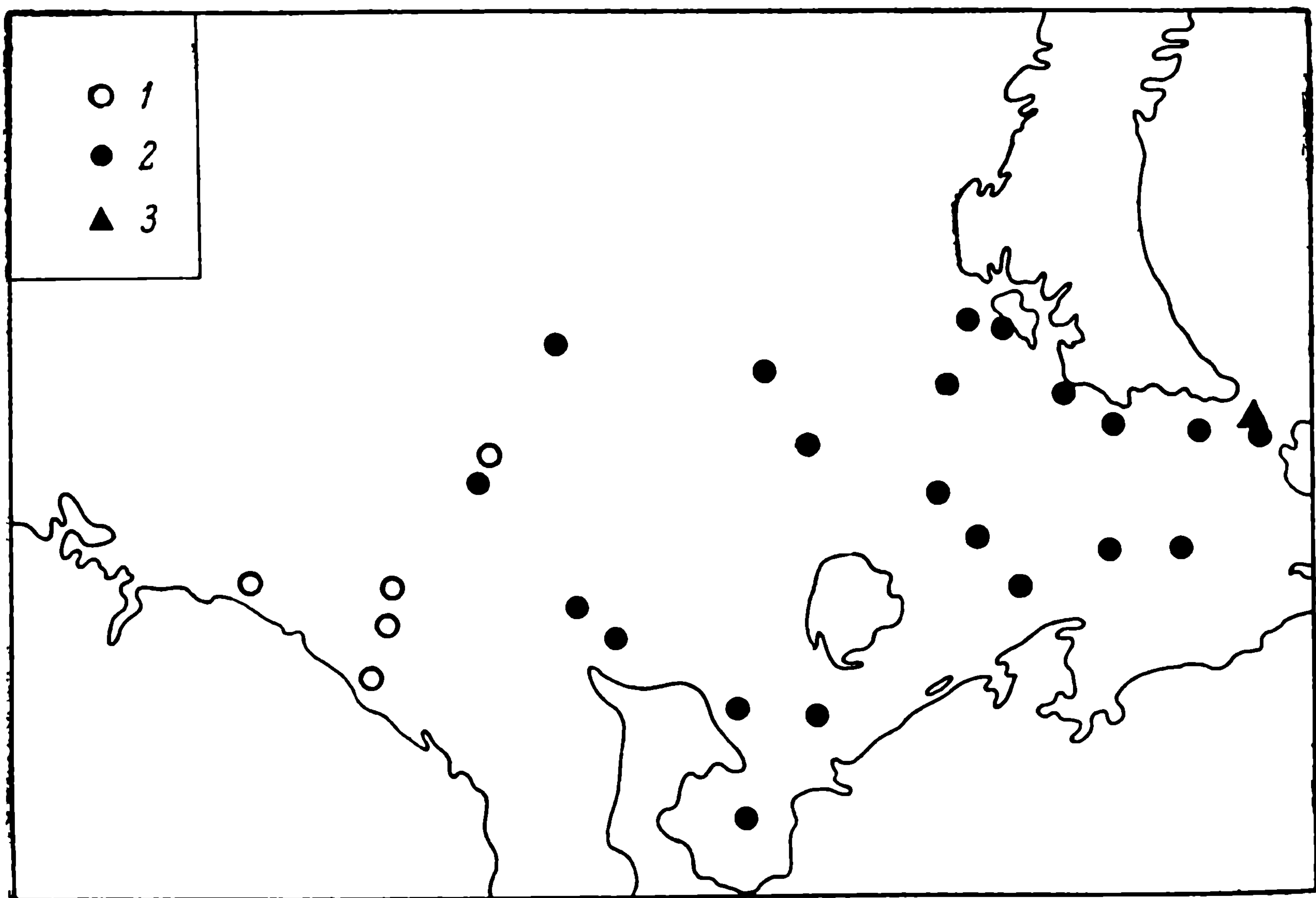


Рис. 6. Распространение подвидов *Eualis gaimardi.*
1 — *E. gaimardi*; 2 — *E. gaimardi* var. *gibba*; 3 — *E. gaimardi* var. *belcheri.*

E. gaimardi var. *gibba* (Kröyer)

Образует промежуточную форму как по морфологическим признакам, так и по своему распространению. В Баренцевом море этот подвид описан А. А. Бирулей (1910) только в северной части моря и позднее там же отмечен В. В. Алпатовым (1923). В южной части моря, несмотря на большое

число станций, *E. gaimardi* var. *gibba* этими авторами обнаружен не был. По данным же 1957—1959 гг., этот подвид занимает здесь довольно обширную область: он обнаружен на 23% станций в Печорско-Приканинском районе на глубинах до 200 м, наиболее часто встречаясь на глубине 50—100 м. Обитает преимущественно на илистом песке и песке.

E. gaimardi var. *belcheri* (Bell)

Встречается только в арктической и высокоарктической областях; в Баренцевом море занимает юго-восточную его часть. По материалам 1957—1959 гг., *E. gaimardi belcheri* встречен на 1 станции в проливе Карские Ворота на глубине около 200 м на илистом грунте.

Sclerocrangon ferox (Sars)

Высокоарктическая форма; в Баренцевом море встречается в северо-восточной части и у Земли Франца-Иосифа. В исследованном районе *Sclerocrangon ferox* найден на 1 станции на юго-восточном склоне Центральной впадины на глубине 350 м при температуре 0.2°.

Bythocaris payeri (Heller)

Высокоарктический вид; в Баренцевом море встречается в северной его части и у Земли Франца-Иосифа. В сборах 1957—1959 гг. отмечен на той же станции, что и *Sclerocrangon ferox*.

Sabinea septemcarinata (Sabine) (рис. 7)

Арктическая, почти циркумполярная форма; довольно широко распространена по всему Баренцеву морю. У Западного Мурмана встречается

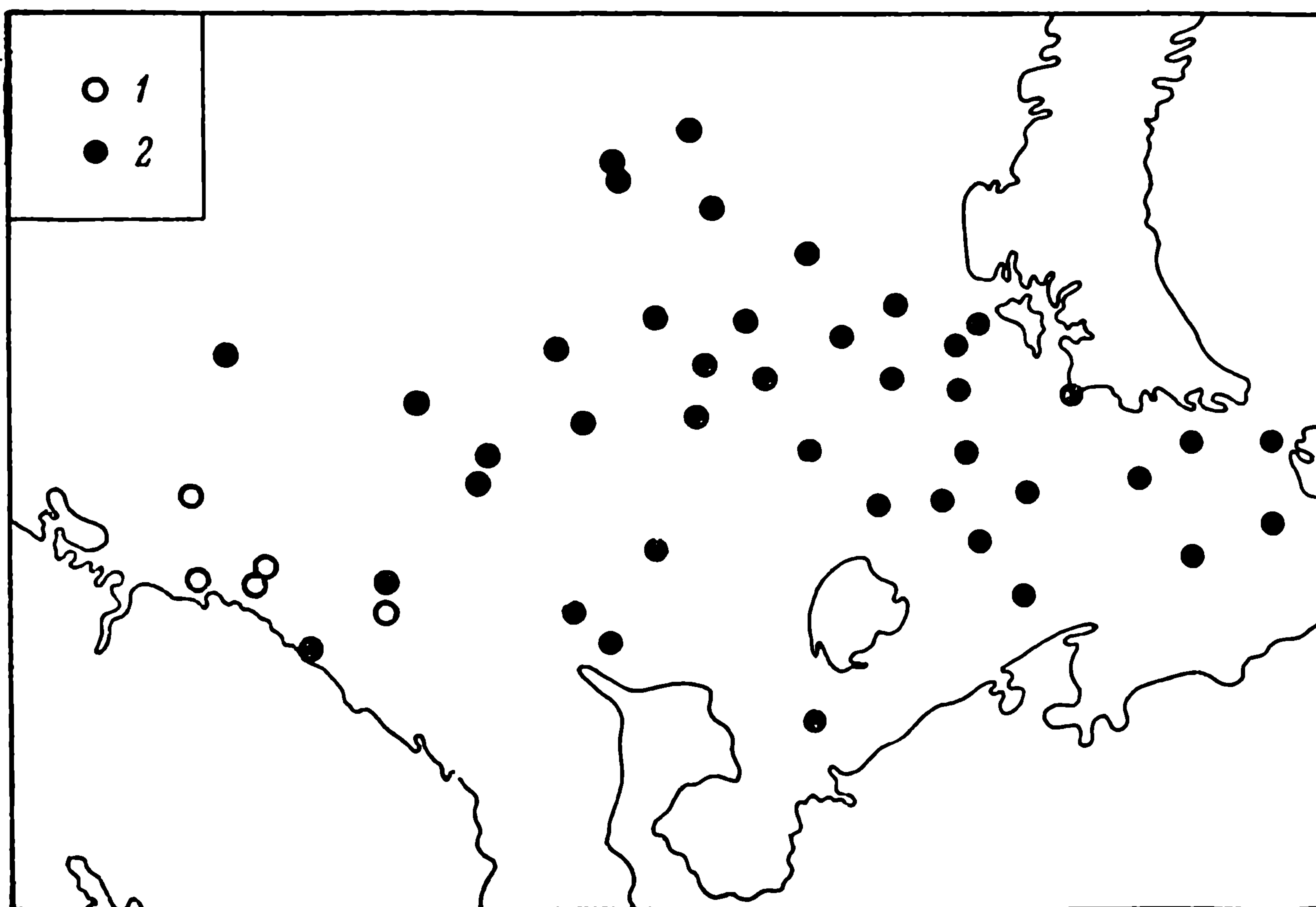


Рис. 7. Распространение видов рода *Sabinea*.
1 — S. sarsi; 2 — S. septemcarinata.

на бóльших глубинах, чем у Восточного (Бируля, 1899). В районе исследования один из обычных видов встречен на 40% станций, которые расположены на Канинско-Колгуевском мелководье, на склоне у южного

о. Новой Земли и в Печорском районе; на Мурманской банке и на подводном склоне Мурмана вид редок. *S. septecarinata* встречен на глубинах до 300 м на различных грунтах; в своем распространении придерживается вод с придонной температурой от —1.9 до +2°.

Sabinea sarsi Smith (рис. 7)

Бореальная форма; в Баренцевом море встречается в юго-западной части, прогреваемой теплым течением: в Варангер-фиорде, в Кольском и Мотовском заливах и на Мурманском побережье; на восток распространена до меридиана м. Святой Нос. В сборах 1957—1959 гг. этот вид найден на 6 станциях, которые расположены на подводном склоне Мурмана. Глубина нахождения вида до 200 м, преобладает на песчаном грунте.

Heptacarpus pusiola (Kröyer)

Бореально-атлантический вид; в Баренцевом море известен только у берегов Мурмана; восточнее Гавриловых островов (36°45′ в. д.) не найден (Бируля, 1897). По материалам 1958 г., встречен всего на 1 станции Дальнезеленецкого разреза (36°20′) на глубине 75 м на песчаном грунте.

Pontophilus norvegicus (M. Sars)

Типично бореальный вид. К. М. Дерюгин (1915) и А. А. Бируля (1899) считали его фиордовой формой. Отмеченные ими местонахождения этого вида находятся в районе Варангер-фиорда, в Мотовском и Кольском заливах. В работе З. А. Филатовой (1938) *P. norvegicus* отмечен в сообществе *Brisaster fragilis* (частота встречаемости около 40%), расположенном между 70° и 72°30′ с. ш.; восточная граница этого сообщества проходит по 33° в. д. В этом же сообществе *P. norvegicus* приводится В. И. Зацепиным (1961) к северу от п-ова Рыбачий.

Наше местонахождение этого вида намного восточнее указанных ранее. Он был встречен на одной станции (34°30′ в. д.) в районе Мурманской банки, где проходит Новоземельское течение. Глубина нахождения 215 м, грунт — илистый песок.

Pagurus pubescens Kröyer (рис. 8)

Арктическо-бореальный вид, весьма распространенный в Баренцевом море. В исследованном районе отмечен на 77% станций. Равномерно заселяет область с глубинами до 200 м; за 200-метровой изобатой встречен всего на 2 станциях. Частота встречаемости *P. pubescens* на различных грунтах почти одинакова, за исключением чистых илов, где этот вид встречается реже.

Hyas araneus var. *hoeki* Birula (рис. 9)

Hyas araneus var. *hoeki*, заселяющий Баренцево море, отличается от типичной формы, обитающей южнее — в Норвегии и Немецком море, и имеет арктическое распространение. В Баренцевом море довольно многочислен, отмечен по всему Мурманскому побережью, в Кольском заливе, в южной и восточной частях моря. В исследованном районе он встречен на 50% станций, почти везде вместе с *Pagurus pubescens*.

На глубине до 150 м молодые и взрослые экземпляры встречаются вместе, глубже 150 м найдены только молодые особи. В Кольском заливе взрослые экземпляры не опускаются ниже 100 м (Дерюгин, 1915).

Hyas coarctatus (Leach)

Арктическо-бореальный, циркумполярный вид; в Баренцевом море встречается типичная форма *H. coarctatus*. К. М. Дерюгин (1915) восточ-

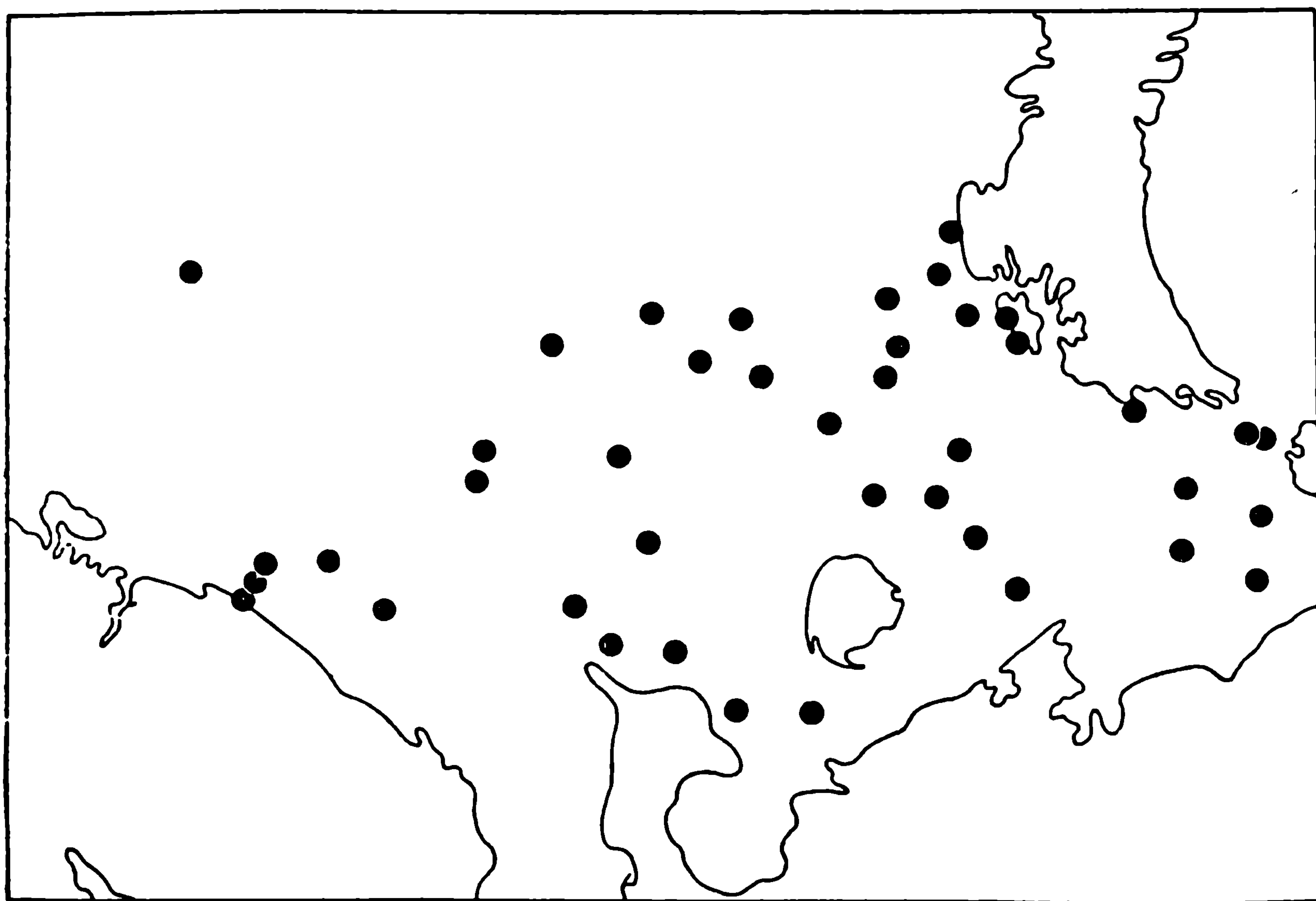


Рис. 8. Распространение *Pagurus pubescens*.

ной границей его распространения считает Горло Белого моря. В 1957—1959 гг. вид обнаружен на 6 станциях: на склоне Мурмана, на Мурманском

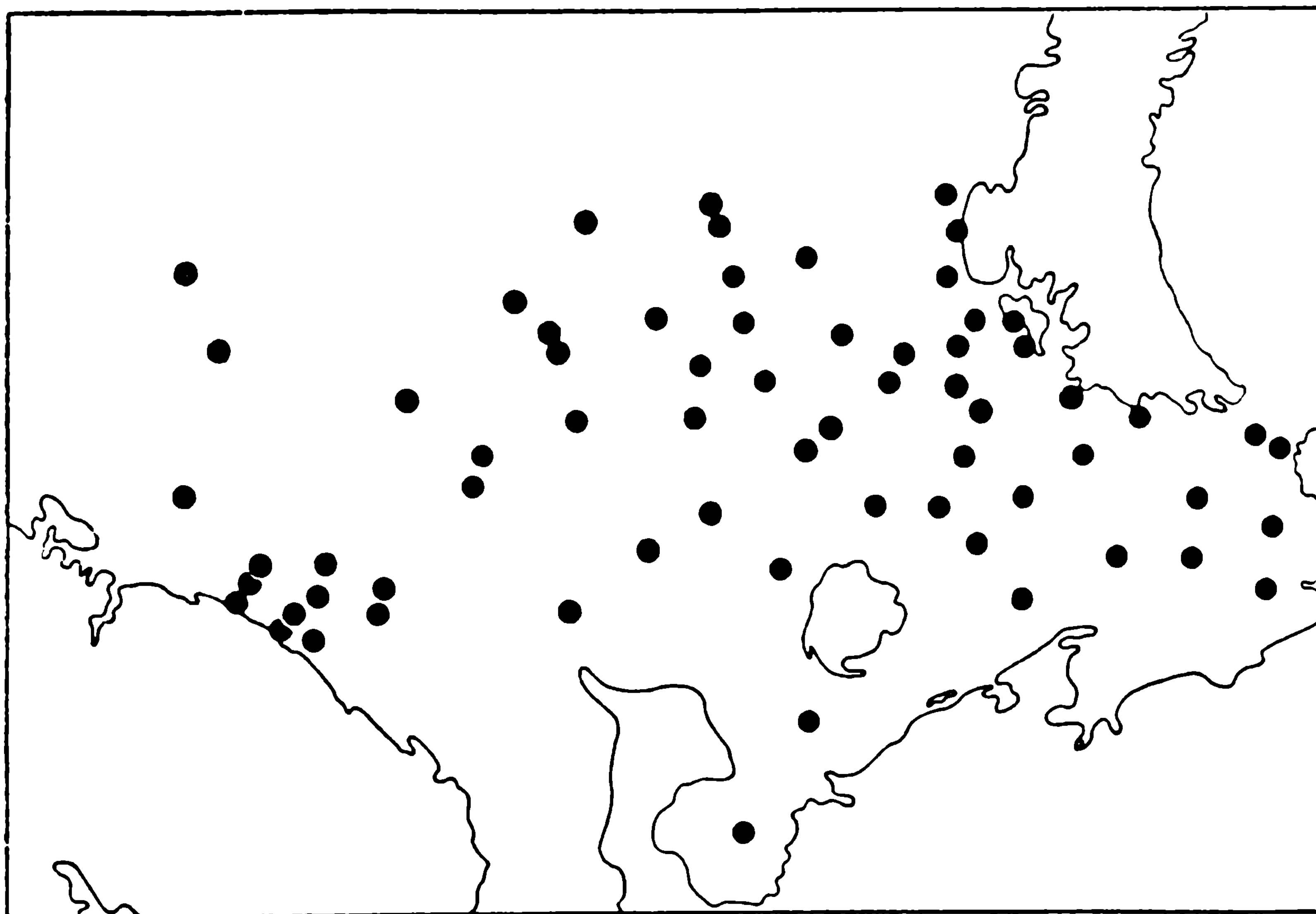


Рис. 9. Распространение *Hyas araneus* var. *hoeki*.

мелководье, на 2 станциях к северу от п-ова Канин и на 2 станциях между о. Колгуев и о. Новая Земля; глубина до 200 м, на заиленном грунте.

Для Баренцева моря в целом описано 26 видов *Decapoda*, причем 16 из них (70%) являются общими с фауной Северной Атлантики и Северной Америки; остальные 10 видов (30%) — циркумполярны.

По материалам 1957—1959 гг., в южной части Баренцева моря обитает 18 видов. В табл. 1 эти виды расположены в порядке уменьшения величин их частот встречаемости.

В сборах отсутствовали следующие бореальные виды, известные для Баренцева моря: *Pandalina profunda* Holthuis, *Nephrops norvegicus* (Linné), *Pagurus bernhardus* (Linné), *Munida rugosa* Sars, *Calathea strigosa* (Linné), *Carcinus moenas* Linné, *Cancer pugurus* Linné, *Macropoda rostrata* (Linné), *Bythocaris simplicirostris* Sars, *Lithodes maja* (Linné).

Из них первые семь встречены ранее восточнее п-ова Рыбачий, а граница распространения 3 последних видов проходит у м. Святой Нос.

Таким образом, южная часть Баренцева моря не отличается по видовому составу *Decapoda* от окружающих морей, однако некоторые виды, например *E. gaimardi*, образуют здесь арктические разновидности. Преобладающее значение в фауне *Decapoda* исследованного района имеют арктическо-бореальные и арктические виды, встреченные соответственно на 100% и 43% станций. Бореальные (11%) и высокоарктические (2%) виды играют гораздо менее значительную роль.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ DECAPODA В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

На основании распределения *Decapoda* в южной части моря выделено три района: западный, восточный и глубоководный. Каждый из этих районов характеризуется определенным комплексом условий и составом населения (рис. 1). В табл. 1 дается распределение десятиногих раков по выделенным районам.

Таблица 1

Частота встречаемости видов *Decapoda* и распространение их по районам

Название видов	Частота встречаемости (%)	Районы		
		западный	восточный	глубоководный
Pagurus pubescens	77.6	+	+	—
Hyas araneus var. *hoeki*	50	+	+	—
Sabinea septemcarinata	46.6	+	+	+
Pandalus borealis	35	+	+	+
Spirontocaris spinus	24	+	+	—
Eualis gaimardi var. *gibba*	22.7	—	+	—
Lebbeus polaris	18	+	+	—
Sclerocrangon boreas	15	+	+	—
Spirontocaris turgida	11.3	+	+	—
Sabinea sarsi	6.7	+	—	—
Hyas coarctatus	6.7	+	+	—
Crangon allmanni	5.5	—	+	—
Eualis gaimardi gaimardi	1.8	+	—	—
E. gaimardi var. *belcheri*	0.9	—	+	—
Pandalus montagui	0.9	+	—	—
Heptacarpus pusiola	0.9	+	—	—
Bythocaris payeri	0.9	—	—	+
Sclerocrangon ferox	0.99	—	—	—
Ponthophilus norvegicus	0.9	+	—	—
Spirontocaris securifrons	0.9	+	—	—

Западный район расположен в области подводного склона Мурмана; сюда же относятся 2 станции, находящиеся на Мурманской банке. Этот район является самым теплым потому, что здесь проходят две ветви теплого атлантического течения — Новоземельская и Мурманская прибрежная.

В западном районе встречено 15 видов *Decapoda*, что составляет 75% от всего числа видов, обнаруженных в южной части моря. Только для этого района характерно присутствие следующих бореальных видов: *Pandalus montagui*, *Sabinea sarsi*, *Ponthophilus norvegicus*, *Spirontocaris securifrons*, *Heptacarpus pusiola*.

Из арктических видов в этом районе отмечены *Spirontocaris spinus*, *Spirontocaris turgida*, *Sabinea septemcarinata*. Остальные виды являются арктическо-бореальными. Отношение этих трех зоогеографических групп соответственно равно 33% : 20% : 47%.

Наиболее широко распространены в этом районе арктическо-бореальные *Pagurus pubescens* и *Pandalus borealis*, их частота встречаемости равна соответственно 62 и 50%. После арктическо-бореальных видов преобладающее значение имеют бореальные. Обращает на себя внимание количественная бедность последних. Наиболее часто встречающаяся *Sabinea sarsi* найдена на 20% станций, встречаемость *Pandalus montagui* равна 6%, *Heptacarpus pusiola*, *Ponthophilus norvegicus*, *Spirontocaris securifrons* представлены каждый только 1 экземпляром. Возможно, в холодный 1958 г. многие раки, принадлежащие к бореальным видам, мигрировали в более теплые районы, чем и можно объяснить наблюдавшуюся их количественную бедность. В 1959 г. бореальные виды не были отмечены вообще, но в этом году западный район был слабо охвачен исследованиями; наиболее хорошо исследовался Дальнезеленецкий разрез, но и здесь бореальные виды не были отмечены. По-видимому, это результат того же холодного года. Этими же причинами, вероятно, объясняется отсутствие в нашем материале таких бореальных видов, как *Crangon allmanni* и *Lithodes maja* (Зонтова, 1958; Зацепин, 1962). Частота встречаемости арктических видов не превышает 14%, что говорит о ничтожном значении этого элемента в фауне *Decapoda* западного района.

Дальнезеленецкий разрез по видовому составу превосходит все остальные разрезы: здесь отмечено 12 видов, что составляет 80% от числа видов, встреченных во всем районе. Качественное богатство этого разреза характерно не только для *Decapoda*, но и для всего бентоса Восточного Мурмана. Т. С. Пергамент (1957) для Дальнезеленецкого разреза приводит 100 видов, а к северу, северо-западу и востоку от него количество видов падает до 50. И. В. Ходкина (1964) отмечает для Дальнезеленецкого разреза 37 видов иглокожих, а к западу и востоку от него соответственно 27 и 28 видов. Качественное богатство Дальнезеленецкого разреза обусловливается, вероятно, тем, что он заселен одновременно арктическими и бореальными видами. Здесь происходит их столкновение, а к западу и востоку преобладают соответственно или бореальные, или арктические виды (Зацепин, 1962). Частично это может объясняться и тем, что Дальнезеленецкий разрез является наиболее изученным.

С удалением от берега количество видов на станциях западного района убывает; на отдаленных от берега станциях встречается исключительно *Pagurus pubescens*. Это связано, по-видимому, с характером грунтов, так как большинство *Decapoda* предпочитает песчаный грунт.

Восточный район охватывает Канинско-Печорское мелководье, Новоземельский и Гусиный желобы и Гусиную банку; средняя глубина 100 м. Этот район занят охлажденными и опресненными местными водами, Атлантическая вода доходит сюда в виде Канинского и Колгуевского течений, но ее влияние здесь незначительно.

В восточном районе было встречено 12 видов *Decapoda*, что составляет 60% от всего числа видов. Здесь полностью исчезают бореальные виды, встреченные в западном районе. Из бореальных видов отмечен только *Crangon allmanni*, участки распространения которого находятся к северо-востоку от п-ова Канин, в Чешской губе и на Печорском мелководье, т. е. приурочены к местам наиболее сильного летнего прогрева воды (рис. 5).

Бореальная форма *Eualis gaimardi* образует здесь две формы: *Eualis gaimardi gibba* (по всему району) и высокоарктическая *Eualis gaimardi belcheri* (только в проливе Карские Ворота) (рис. 6).

Все найденные в восточном районе арктические *Spirontocaris spinus*, *Spirontocaris turgida* и *Sabinea septemcarinata* и арктическо-бореальные *Pandalus borealis* (единичные), *Lebbeus polaris*, *Sclerocrangon boreas*, *Hyas araneus*. *Hyas coarctatus*, *Pagurus pubescens* виды встречены в западном районе. По частоте встречаемости первое место занимают арктические виды (они встречены на 77% станций и заселяют весь район почти равномерно). Наиболее часто встречающимся видом является *Sabinea septemcarinata* (она поймана на 65% станций).

Глубоководный район занимает юго-восточный склон Центральной впадины. Средняя глубина 300 м. Здесь чаще, чем в других районах, встречается *Pandalus borealis*. В глубоководном районе найдено два высокоарктических вида, встреченных только здесь: *Sclerocrangon ferox* и *Bythocaris payeri*.

На основании зоогеографического анализа десятиногих раков в южной части Баренцева моря можно выделить две области: область с преобладанием бореальных видов и область с преобладанием арктических видов. Граница между этими двумя областями почти совпадает с границей, проведенной К. М. Дерюгиным (1924) между арктической и бореальной областями.

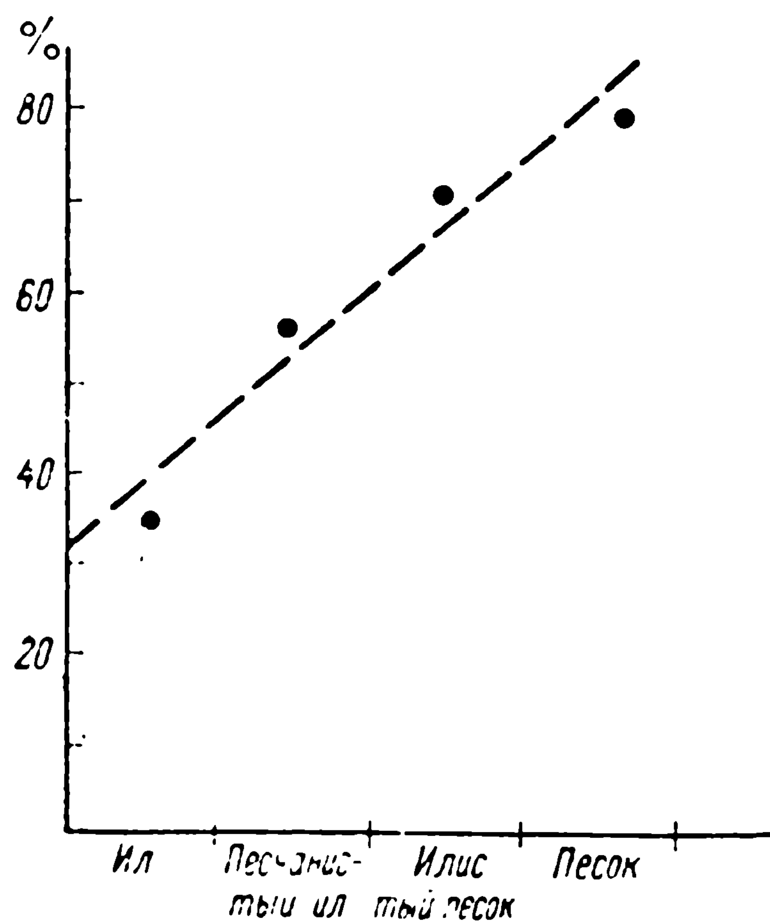


Рис. 10. График встречаемости *Decapoda* на различных грунтах.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ DECAPODA ПО ГРУНТАМ

Большинство *Decapoda* встречается на всех грунтах. Однако некоторые виды предпочитают какой-то вид грунта всем остальным.

Беднее всего заселены илы. При переходе от песчаных илов к илистому песку и песку процент видов увеличивается, достигая своего максимума на чисто песчаных грунтах. Графически это изменение выражается почти прямой линией (рис. 10). На песках встречены все виды (табл. 2), за исключением трех глубоководных, встреченных всего на 1 станции: *Bythocaris payeri*, *Pontophilus norvegicus*, *Sclerocrangon ferox*. На илистых песках отсутствуют *Pandalis montagui*, *Spirontocaris securifrons*, *Heptacarpus pusiola*, *Bythoclaris payeri*. На песчаных илах, кроме этих видов, выпадают еще три бореальных вида: *Eualis gaimardi gaimardi*, *Crangon allmanni*, *Pontophilus norvegicus*. На илах встречено всего 6 видов: *Pandalis borealis*, *Eualis gaimardi gibba*, *Sclerocrangon boreas*, *Sabinea septemcarinata*, *Bythocaris payeri*, *Pagurus pubescens*. Следует отметить, что при переходе от илов к песку увеличивается не только общее число видов, но повышается и встречаемость тех видов, которые обитают на всех грунтах. Этой законо-

Таблица 2

Распределение *Decapoda* по грунтам

Название видов	Встречаемость (%)			
	ил	песчаный ил	илистый песок	песок
Pandalus borealis	7	13	57	23
P. montagui	—	—	—	100
Spirontocaris spinus	—	15	9	76
S. securifrons	—	—	—	100
S. turgida	—	10	10	80
Lebbeus polaris	—	12.5	12.5	75
Eualis gaimardi gaimardi	—	—	60	40
Eu. gaimardi var. *gibba*	6	11	39	44
Eu. gaimardi var. *belcheri*	100	—	—	—
Crangon allmanni	—	—	20	80
Sclerocrangon boreas	8	23	23	46
S. ferox	100	—	—	—
Sabinea septemcarinata	5	32	40	23
S. sarsi	—	17	33	50
Bythocaris payeri	100	—	—	—
Heptacarpus pusiola	—	—	—	100
Pontophilus norvegicus	—	—	100	—
Pagurus pubescens	5	38	22	35
Hyas araneus var. *hoeki*	—	28	45	35
H. coarctatus	—	34	16	50

мерности не подчиняются *Pandalis borealis*, *Eualis gaimardi gaimardi*, *Sabinea septemcarinata*, для которых отмечена повышенная встречаемость на илистом песке.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатов В. В. 1923. *Decapoda*, собранные экспедицией института в 1921 г. Тр. Плов. морск. науч. инст., т. I, вып. 7.

Бируля А. А. 1897. Очерк фауны *Crustacea—Decapoda* морей Мурманского и Белого. Ежегодн. Зоол. муз. Академии наук, т. II.

Бируля А. А. 1899. *Crustacea—Decapoda*, собранные научно-промысловой экспедицией Поморского комитета в 1898 г. у Мурмана. Ежегодн. Зоол. муз. Академии наук, т. IV.

Бируля А. А. 1900. Заметка о ракообразных, собранных д-ром А. Боткиным в 1896 и 1897 гг. в Карском море и Канинско-Печорском районе Мурманского моря. Ежегодн. Зоол. муз. Академии наук, т. V.

Бируля А. А. 1906. О литоральной области в береговой полосе Шпицбергена. Ежегодн. Зоол. муз. Академии наук, т. VI.

(Бируля А. А.) Birula A. 1910. Beitrage zur Kenntnis, der Decapoden Krebse der eurasiatischen Arctic. Mem. Acad. Sci., St.-Petersb., Ser. VIII, Bd. XXIX, № 1.

Броцкая В. А. и Л. А. Зенкевич. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.

Горбунов Г. П. 1932. Материалы по фауне *Decapoda* Земли Франца-Иосифа. Тр. Арктич. инст., т. II.

Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. имп. Академии наук, физ.-матем. отд., сер. VIII, т. XXXIV, № 1.

Дерюгин К. М. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30′ в. д.). Тр. Северн. н.-промысл. эксп., вып. 19.

Дерюгин К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Иссл. морей СССР, вып. 7—8.

Зацепин В. И. 1962. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского прибрежья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики, ч. I. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. XII.

З о н т о в а Н. К. 1958. Некоторые материалы о бокоплавах (*Amphipoda*) и десятиногих раках (*Decapoda*) прибрежной зоны восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. IV.
К л е н о в а М. В. 1960. Геология Баренцева моря. Изд. АН СССР, М.—Л.
К о н д р а ц о в а О. Ф. 1961. Характерные черты температурного режима прибрежных вод Мурмана в 1959 г. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 3 (7).
Л е й б с о н Р. Г. 1939. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.
М о р с к о й атлас. 1950. Т. I. Изд. Морск. генеральн. штаба.
П е р г а м е н т Т. С. 1957. Распределение бентоса в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. III.
Т а н ц ю р а А. И. 1959. О течениях Баренцева моря. Тр. Полярн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. XI.
Ф и л а т о в а З. А. 1938. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. Тр. Полярн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. 2.
Х о д к и н а И. В. 1964. Иглокожие южной части Баренцева моря (по материалам 1957—1959 гг.). Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 6 (10).
H o e k P. P. 1882. Die Crustaceen, gesammelt während der Fahrten des «Willem Barents» in den Jahren 1878 und 1879. Niederl. Arch. Zool., Supp, Bd. 1.

В. Е. Стрельцов

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (POLYCHAETA) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Многощетинковые черви Баренцева моря неоднократно являлись объектом изучения. Начиная с работы Мальмгрена (Malmgren, 1867) в литературе опубликовано большое количество материала по систематике этих животных в Баренцевом море. Многочисленные данные обобщены М. В. Петровской (1962), которая дает список *Polychaeta*, состоящий из 222 видов, и анализирует качественный состав их фауны с эколого-фаунистической и зоогеографической точек зрения. Однако по количественному распределению многощетинковых червей Баренцева моря специальные работы отсутствуют, хотя ряд сведений можно почерпнуть из статей по количественному учету бентоса (Зенкевич, 1927, 1930, 1963; Идельсон, 1933; Филатова, 1938; Броцкая и Зенкевич, 1939; Лейбсон, 1939; Зацепин, 1962). Заслуживает внимания вывод В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939) о том, что распределение биомассы многощетинковых червей значительно отличается от такового двустворчатых моллюсков и иглокожих и характеризуется отсутствием сильных колебаний в разных районах, а также приуроченностью повышенных скоплений «к халистатическим областям и связанным с ними более мягким грунтам» (стр. 24). К аналогичному заключению приходит Р. Г. Лейбсон (1939).

Целью настоящей работы является выяснение общей картины распределения биомассы многощетинковых червей в южной части Баренцева моря и роли, которую играют отдельные виды в создании этой биомассы, а также сравнение полученных материалов с данными предыдущих исследователей. Следует оговориться, что под термином «биомасса» нами подразумевается разовая биомасса исключительно многощетинковых червей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал представляет собой количественные сборы бентоса, произведенные в августе—октябре 1959 г. во время 8-го рейса экспедиционного судна «Профессор Дерюгин» Мурманского морского биологического института. Обработаны многощетинковые черви из 135 проб бентоса с 71 станции. Пробы брались дночерпателем типа «Океан» с площадью захвата 0.25 м^2, причем, как правило, по 2 пробы на каждой станции. Весь материал фиксировался 75%-м спиртом. Обработка состояла в определении многощетинковых червей в каждой пробе до вида, подсчете количества экземпляров, взвешивании всех экземпляров каждого вида, после чего вычислялась повидовая и общая численность и биомасса (спиртовая) в пробах и по станциям. Взвешивание производилось на торзионных (до 1 г) и на технических (больше 1 г) весах. Все многощетинковые черви взвешивались без трубок за исключением *Spiochaetopterus typicus* и *Myriochele oculata*.[1] При подсчете биомассы последнего вида полученная при взвешивании

[1] Авторы всех видовых названий приводятся в списке видов (см. приложение).

величина делилась на коэффициент 7, эмпирически рассчитанный Р. Г. Лейбсон (1939). Что касается *Spiochaetopterus typicus*, то взвешивались трубки только с червями. Вес пустых трубок в биомассу не включен.

Грунт определялся во время рейса визуально, что не позволило точно его классифицировать. Пользуясь полевыми определениями грунта и учитывая видовой состав многощетинковых червей, удалось очень грубо разделить разнообразные грунты на два типа: мягкие (ил, песчанистый ил) и плотные (песок, ракуша). Дночерпательные сборы с твердого, каменистого грунта имеются на единичных станциях.

Район исследования охватывает южную часть Баренцева моря, ограниченную с запада 35° в. д., с севера 72°30′ с. ш. (рис. 1), и объединяет участки моря, очень неоднородные по рельефу дна, по гидрологическому

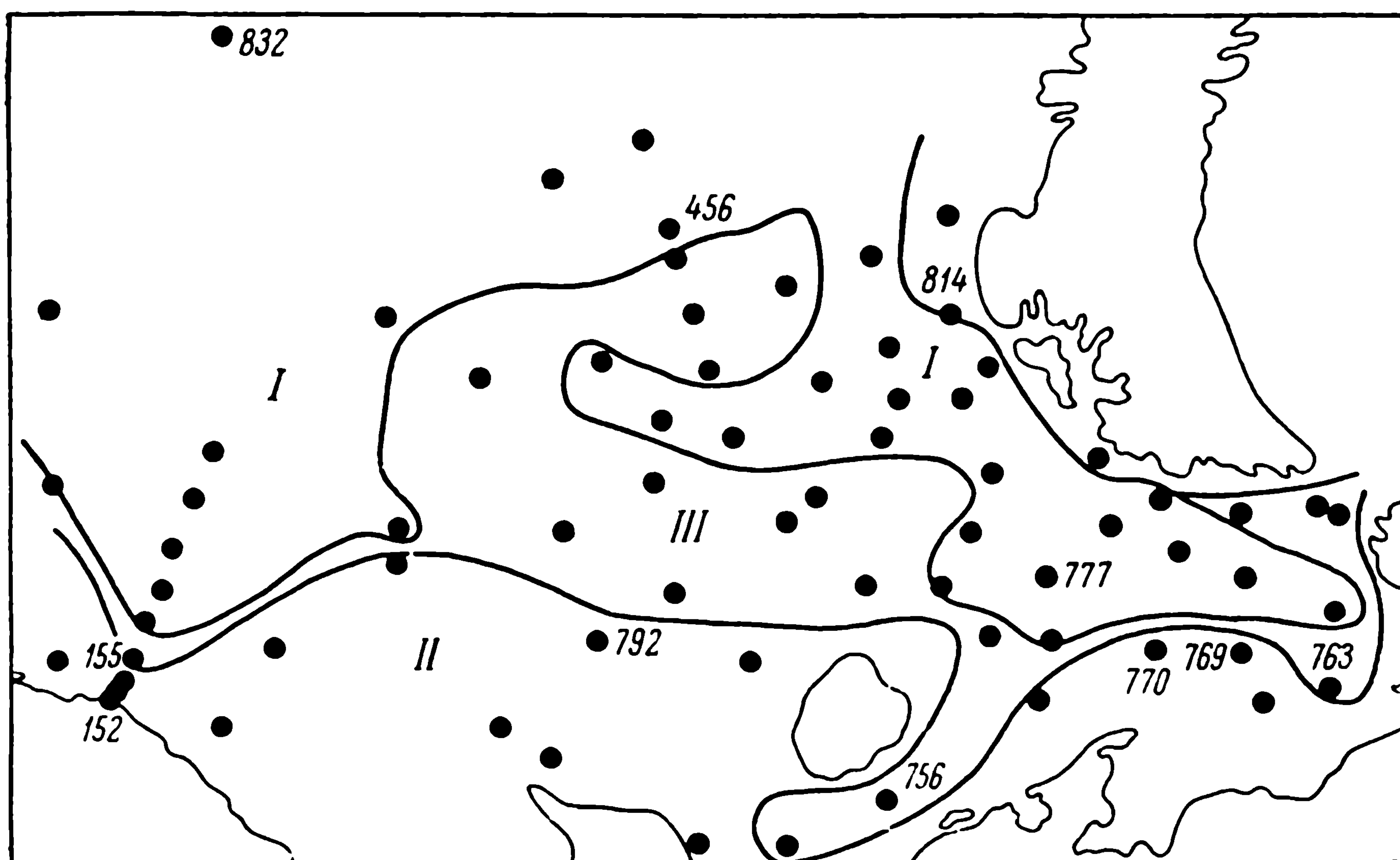


Рис. 1. Расположение станций.

Сплошные линии — границы районов (*I*, *II*, *III*); *арабские цифры* — номера станций.

режиму и составу грунтов (Кленова, 1960). Следовало ожидать, что количественное распределение многощетинковых червей в какой-то мере будет соответствовать делению Баренцева моря на более или менее целостные в физико-географическом отношении районы, приведенному в работе М. В. Кленовой (1960). Однако расхождение оказалось очень большим. Отчасти это можно отнести за счет недостаточной точности принятой методики сбора материала, которая не позволяет уловить слабых количественных изменений в фауне многощетинковых червей, связанных с относительно небольшими изменениями гидрологического режима и условий питания. Существующая методика фиксирует только очень резкие колебания биомассы многощетинковых червей, связанные со сменой грунтов. Для последующего, более точного изучения количественного распределения *Polychaeta* необходимо изучать более ограниченные участки морского дна и на каждой станции брать больше дночерпателей, чтобы, используя методы статистики, можно было судить о достоверности различий между показателями биомассы и численности на разных станциях. Проблема обработки увеличивающегося таким образом материала может быть решена путем подсчета и взвешивания только массовых видов, выявленных при предварительном исследовании.

При составлении карты распределения общей биомассы *Polychaeta* встал вопрос о достоверности (точности) данных, полученных при помощи

дночерпателя, так как часто кажущееся значительным различие по биомассе между двумя станциями в то же время не превышает различия между данными двух дночерпателей, обычно берущихся на одной станции. Иначе говоря, потребовался критерий, позволяющий установить, в каких случаях биомассу на соседних станциях можно считать различной. Авторы, анализировавшие положительные и отрицательные стороны дночерпателя как прибора для количественного изучения бентоса (Зенкевич, 1927; Месяцев, 1931; Броцкая и Зенкевич, 1939), приводят данные о его работе только в сравнении с работой трала. Не имея указанного выше критерия, очень легко прийти к ошибочным выводам.

Такой критерий можно получить, исходя из сравнения значений биомассы двух дночерпателей на каждой из станций. Примем следующие обозначения: B — средняя биомасса многощетинковых червей на станции (средняя арифметическая двух значений биомасс, полученных на этой станции каждым дночерпателем); b — биомасса, вычисленная по данным одного дночерпателя; $d=b_1-b_2$ — разность между биомассами, вычисленными по данным каждого дночерпателя на одной станции; $D=B_1-B_2$ — разность между средними биомассами на двух станциях. Очевидно, что можно говорить о различии данных по биомассе на двух станциях какого-то района только в том случае, если разность между ними выходит за пределы колебаний величины d на всех станциях этого района, отражающих степень точности работы дночерпателя. При характеристике средних данных для района степень точности работы дночерпателя связана не только с ошибками, возникшими при взятии и обработке проб, но и с неизбежными отклонениями, обусловленными неоднородностью распределения *Polychaeta* на дне моря.

Однако, величина d как показатель различия между b_1 и b_2 обладает существенным недостатком: она зависит от значений b_1 и b_2. Например, на двух станциях, где соответственно $b_1=21$ и 80 г/м²; $b_2=1$ и 60 г/м², $d_1=21-1=20$ г/м²; $d_2=80-60=20$ г/м², т. е. $d_1=d_2$, хотя на второй станции различия между данными дночерпателей гораздо меньше. Поэтому величина d неудобна для непосредственного сравнения различных станций между собой.

Обладая всеми преимуществами d, от такого недостатка в значительной мере свободен предлагаемый «индекс различия» k, представляющий собой на каждой станции отношение d к удвоенной средней биомассе многощетинковых червей на этой станции: $k=\frac{d}{b_1+b_2}=\frac{b_1-b_2}{b_1+b_2}$. Применение в вышеприведенном примере вместо d индекса различия покажет значительную разницу между станциями: $k_1=\frac{20}{22}=0.91$; $k_2=\frac{20}{140}=0.14$ (с точностью до второго знака).

k — величина неименованная и изменяется от 0 до ± 1. С уменьшением d $k \to 0$; с увеличением d индекс различия увеличивается по абсолютной величине, стремясь к ± 1. Ряд индексов различия отражает изменчивость различий между значениями биомассы, полученными двумя дночерпателями на каждой станции данного района. Кривая распределения k симметрична около нуля и достаточно близка к кривой нормального распределения (рис. 2). Составив вариационный ряд из индексов различия всех станций, находим для него среднее квадратическое отклонение (σ) и рассчитываем $\pm k_i=k+t\sigma$, где $\pm k_i$ — границы колебаний k полученного ряда, k — средний индекс различия, t — нормированное отклонение, при первой степени вероятности (0.95) равное 1.96. Так как $k \to 0$ (при идеальных условиях $d=b_1-b_2=0$), формула приобретает вид $\pm k_i=t\sigma$.

$\pm k_i$, рассчитанное для данного района, является относительной величиной, выражающей степень точности работы дночерпателя как прибора для изучения количественного распределения многощетинковых червей, и показывает границы изменчивости k. Для того чтобы сравнить различие между величинами биомассы на двух станциях данного района с изменчивостью биомассы на отдельных станциях, вычисляется $k=\frac{B_1-B_2}{B_1+B_2}$ и сравнивается с k_i. Указанное различие вызывается всеми факторами, определяющими индекс различия k, плюс факторами, отличающими одну станцию от другой. Анализ распределения K показал, что при $K > k_i$ с вероятностью больше принятой (0.95) можно утверждать, что различие между B_1 и B_2, вызванное различием самих станций, существует. При $K \leqslant k_i$ такого различия между B_1 и B_2 может не быть или оно есть, но не улавливается дночерпателем.

Можно сказать a priori, что абсолютная величина k_i на станциях с мягким грунтом меньше этого показателя, вычисленного для станций с плотным грунтом, так как во втором случае распределение фауны более мозаично, дночерпатели приносят неодина-

ковое количество грунта, да и сам грунт более разнороден. На мягких грунтах дночерпатель захватывает более или менее одинаковое количество грунта. Вычисления подтверждают это: k_i, вычисленный для мягкого грунта, равняется 0.49 ± 0.06, а для плотного — 0.80 ± 0.12. Таким образом, если для двух станций на мягком грунте K меньше

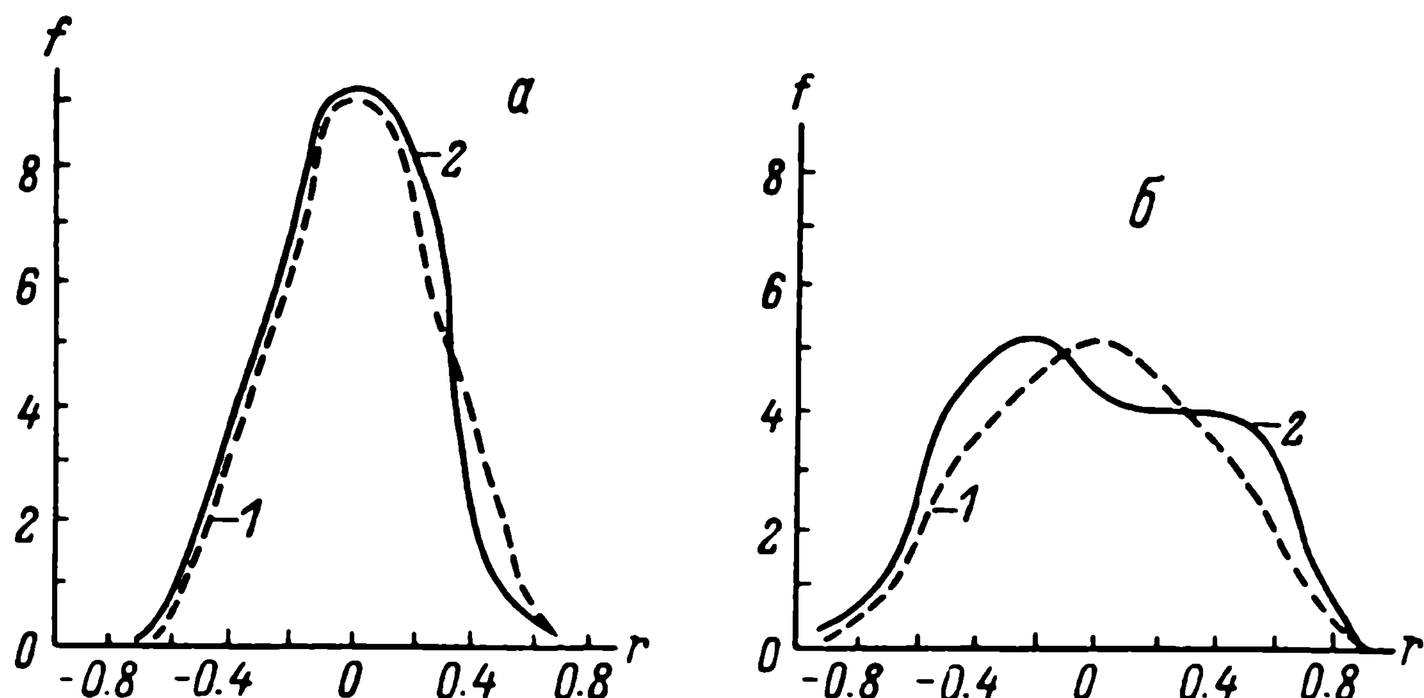


Рис. 2. Кривые распределения индексов различия k.

а — на мягком грунте; *б* — на твердом грунте. *1* — кривая нормального распределения; *2* — эмпирическая кривая. *f* — частоты.

или равняется приблизительно 0.50, нельзя утверждать, что биомассы на этих двух станциях различаются. То же можно сказать о двух станциях на плотном грунте, если их K меньше или равен 0.80.

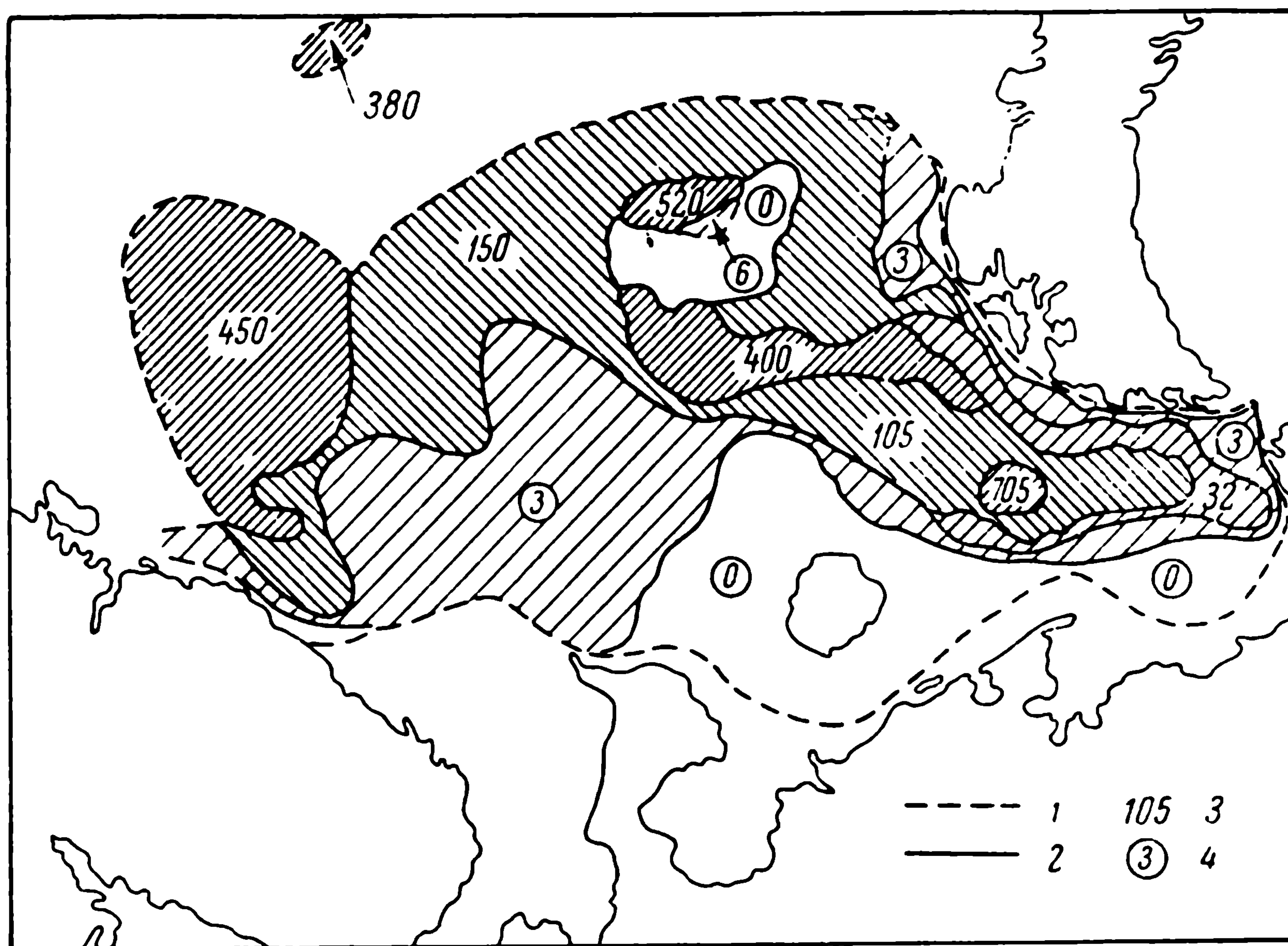


Рис. 3. Распределение численности *Spiochaetopterus typicus*.

Увеличение густоты штриховки показывает увеличение численности. *1* — границы обследованного района; *2* — границы между участками с разной численностью; *3* — средняя численность *S. typicus* (экз./м²) на мягком грунте; *4* — то же на плотном грунте.

Таким же образом можно рассчитать индексы различия для величин биомассы и численности каждого массового вида многощетинковых червей. Карты распределения значений плотности популяций *Spiochaetopterus typicus* (рис. 3) и *Maldane sarsi* (рис. 4) тоже построены с использованием k_i, который на мягком грунте для первого вида оказался равным приблизительно 0.50, а для второго — около 0.56. На плотном грунте k_i для этих видов пришлось вычислять по небольшому количеству станций. При этом зна-

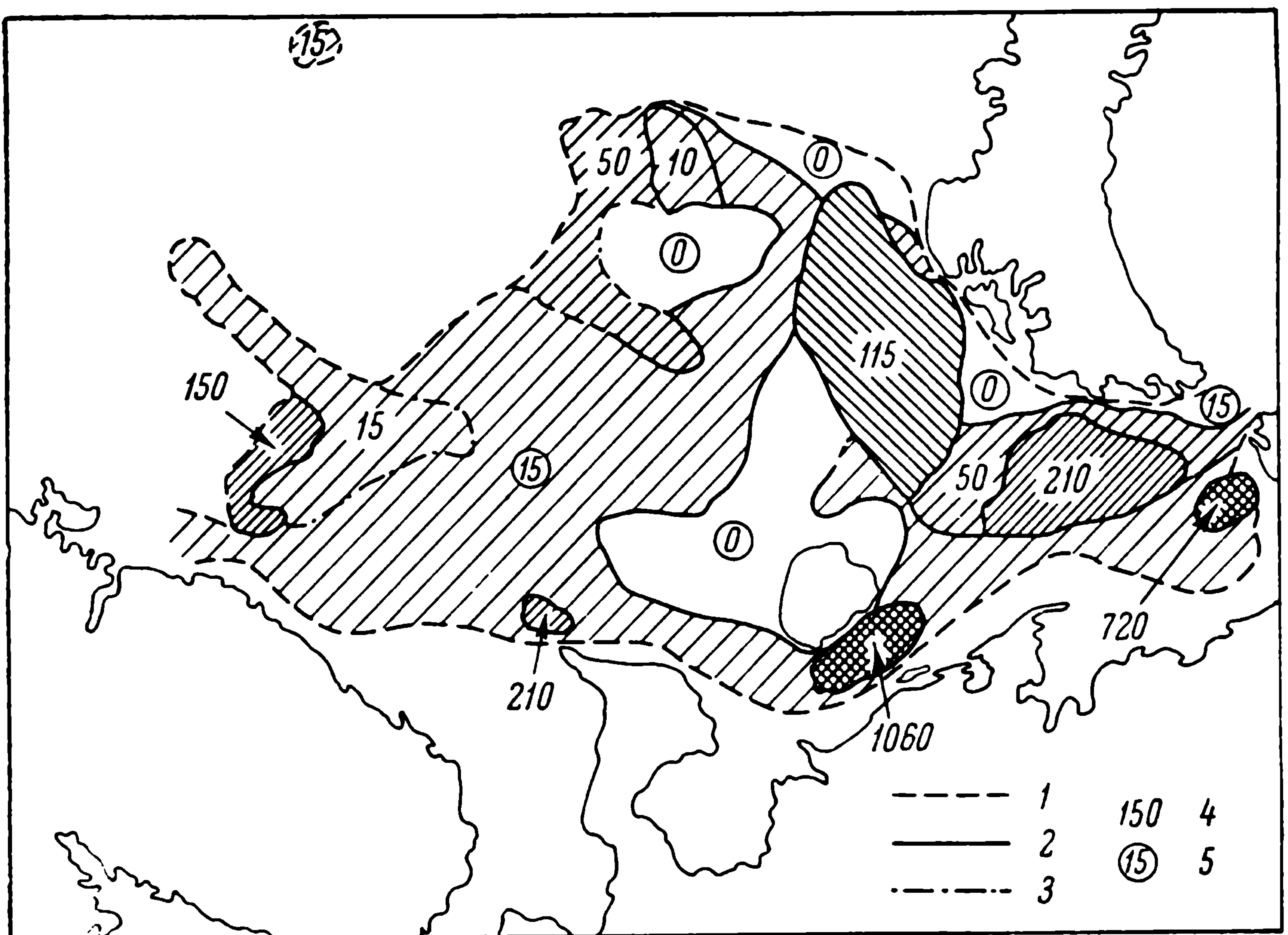


Рис. 4. Распределение численности *Maldane sarsi*.

Увеличение густоты штриховки показывает увеличение численности. *1* — границы обследованного района; *2* — границы между участками с разной численностью; *3* — сомнительная граница; *4* — средняя численность *M. sarsi* (экз./м²) на мягком грунте; *5* — то же на плотном грунте.

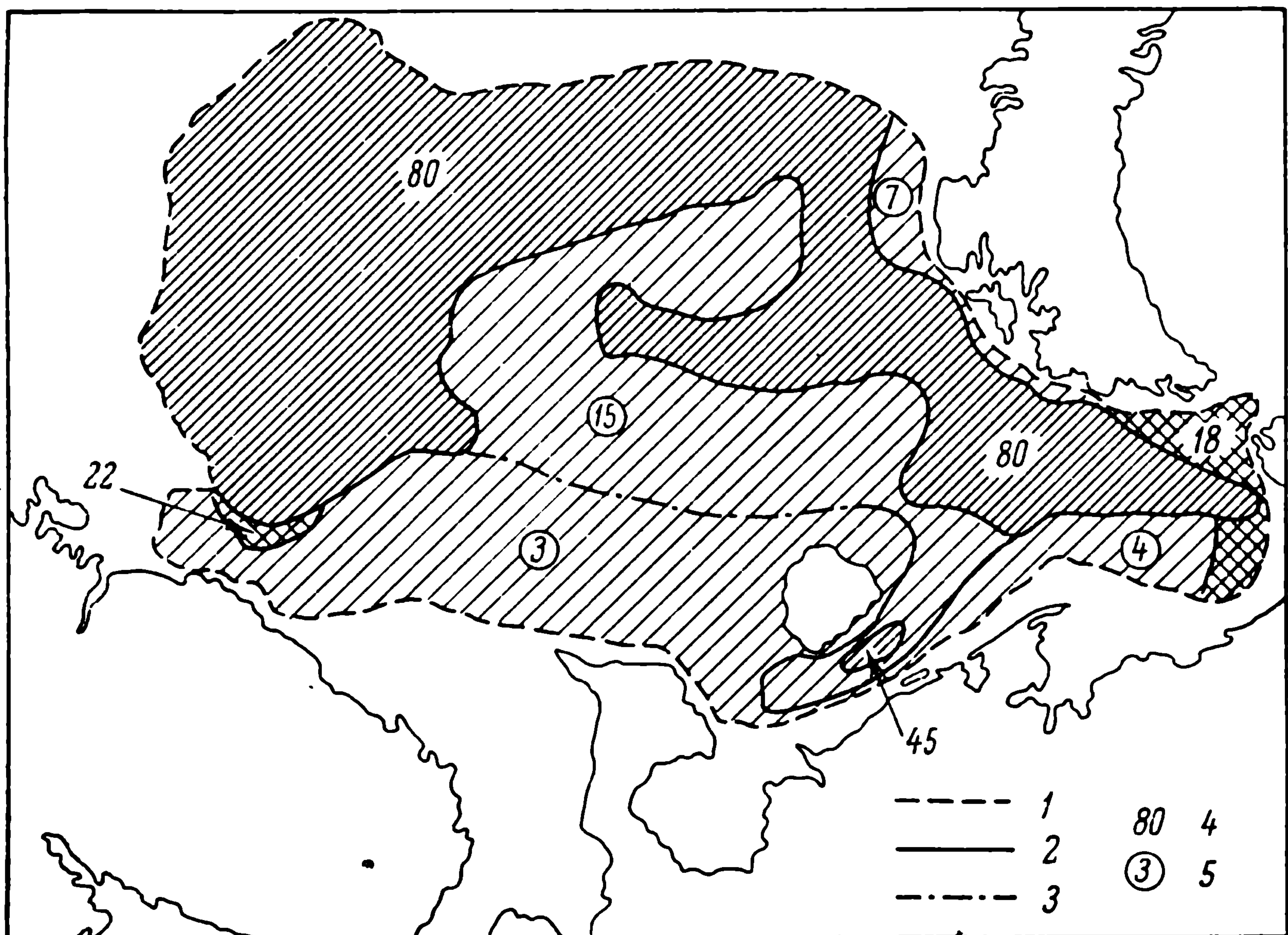


Рис. 5. Распределение биомассы многощетинковых червей (использованы индексы различия).

Увеличение густоты штриховки показывает увеличение биомассы. *1* — границы обследованного района; *2* — границы между участками с разной биомассой; *3* — сомнительная граница; *4* — средняя биомасса (в г/м²) на мягком грунте; *5* — то же на плотном грунте.

чение $k=1$ встречалось очень часто, так что по имеющимся данным оказалось невозможным достоверно судить о различии между значениями плотности этих видов на любых двух станциях на плотном грунте.

Карта распределения биомассы многощетинковых червей по району исследования (рис. 5), построенная с учетом полученных значений k_i, подтверждает вывод В. А. Броц-

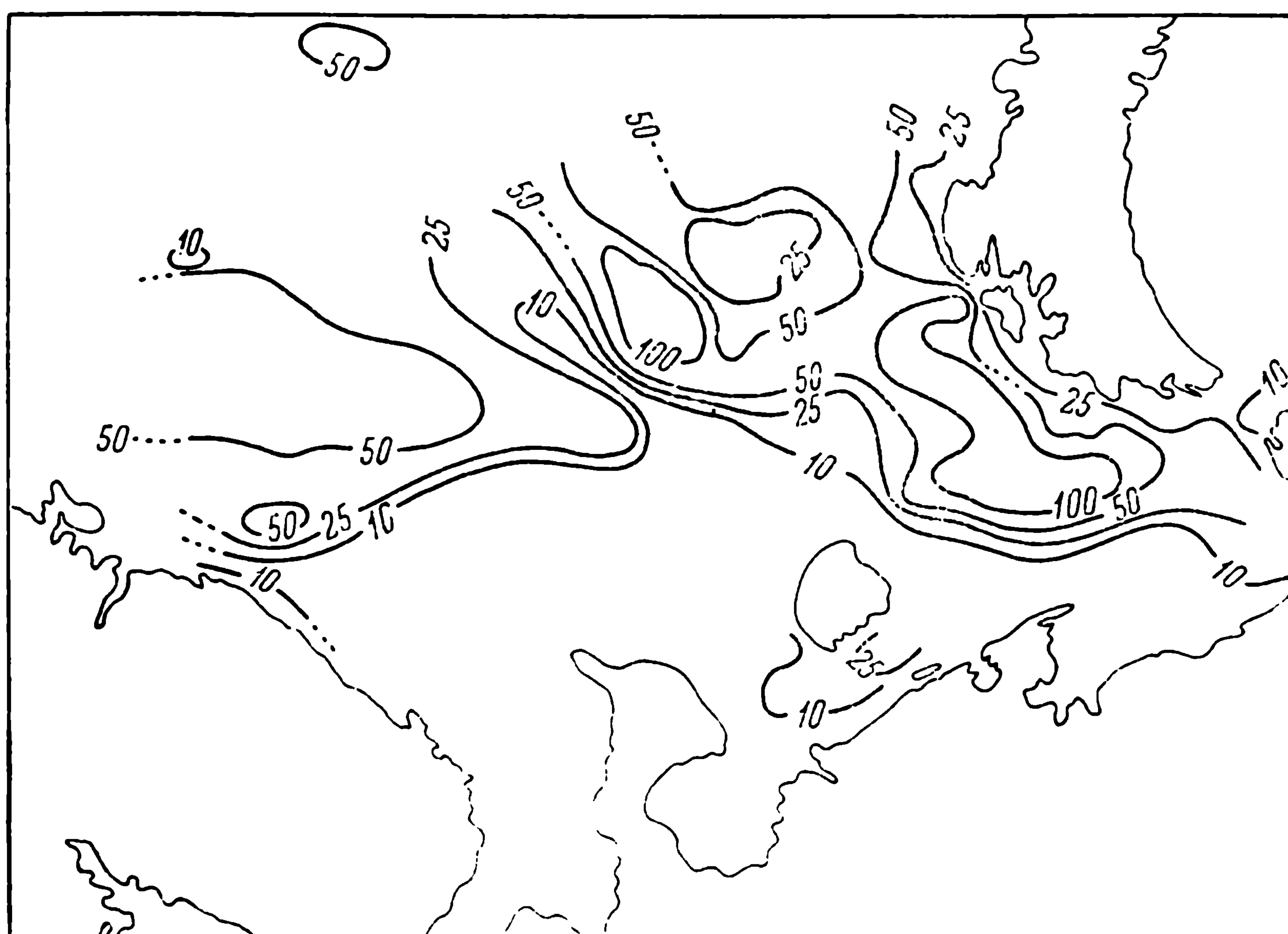


Рис. 6. Распределение биомассы многощетинковых червей (без использования индексов различия).

Сплошные линии — изобенты; *цифры* — величина биомассы (г/м²).

кой и Л. А. Зенкевича (1939) о приуроченности бóльших биомасс к мягким грунтам и о равномерном распределении многощетинковых червей. Она довольно точно повторяет карту грунтов, приведенную в работе М. В. Кленовой (1960).

Карта, построенная без учета полученных индексов различия (рис. 6), дает очень сложную, мозаичную картину распределения биомассы и практически не сравнима с данными предыдущих исследователей рассматриваемого района. Применение индексов различия позволило на основании материала, собранного в течение нескольких месяцев, получить результаты, сравнимые с результатами многолетних исследований В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939).

ХАРАКТЕРИСТИКА КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МНОГОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ ПО РАЙОНАМ

По распределению биомассы *Polychaeta* южная часть Баренцева моря делится на 3 района (рис. 1): *I* — район повышенной биомассы, характеризующийся мягкими грунтами и сравнительно большими глубинами; *II* — район относительно низкой биомассы, объединяющий более мелководные участки с плотными грунтами; *III* — «переходный» район.

Во всем районе исследования обнаружен 121 вид многощетинковых червей (см. приложение), 9 из которых не вошли в сводку М. В. Петровской (1962). В приложении эти виды отмечены звездочкой.

При рассмотрении каждого района принимаются во внимание только те виды, которые составляют не менее 1% биомассы многощетинковых червей хотя бы на одной станции этого района, а также виды, отличающиеся значительной численностью. Из них выбирались доминирующие виды и виды характерные, для чего сравнивались индексы значимости (Зацепин, 1962).

1. Район повышенной биомассы занимает южную часть Центральной впадины, северо-западную часть Мурманской банки, Гусиный желоб, глубоководные части склонов южного острова Новой Земли и северную часть Печорского мелководья (рис. 1). В этом районе расположены 33 станции, распределяющиеся по глубинам следующим образом:

Глубина (м)	Количество станций
0—49	1
50—99	4
100—149	11
150—199	9
200—249	5
250—350	3

Биомасса многощетинковых червей колеблется от 21 до 225 г/м², составляя в среднем 80 г/м². Из 98 встреченных здесь видов 59 видов фактически никакой роли в создании биомассы не играют. На их долю в среднем приходится только 4% общей биомассы. Оставшиеся 39 видов (табл. 1) четко различаются по своему значению в биомассе. Доминирующим является *Spiochaetopterus typicus*. Встреченный на всех станциях района (100%), этот вид образует в среднем 69% общей биомассы многощетинковых червей и характеризуется индексом значимости, равным 6.885, что составляет 78% общей суммы этих индексов. Численность *S. typicus* варьирует от 16 до 705 экз./м². Наибольшая численность (рис. 3) отмечена в области Центральной впадины (380 экз./м²), в районе Мурманской банки (в среднем 447 экз./м²), Гусиного желоба (398 экз./м²), на ст. 777 в северной части района Печорского мелководья и на ст. 456 в области северных склонов Гусиной банки (520 экз./м²). Прочие части района характеризуются меньшими показателями численности *S. typicus* (в среднем 105 экз./м²), а в самой восточной его части — 32 экз./м².

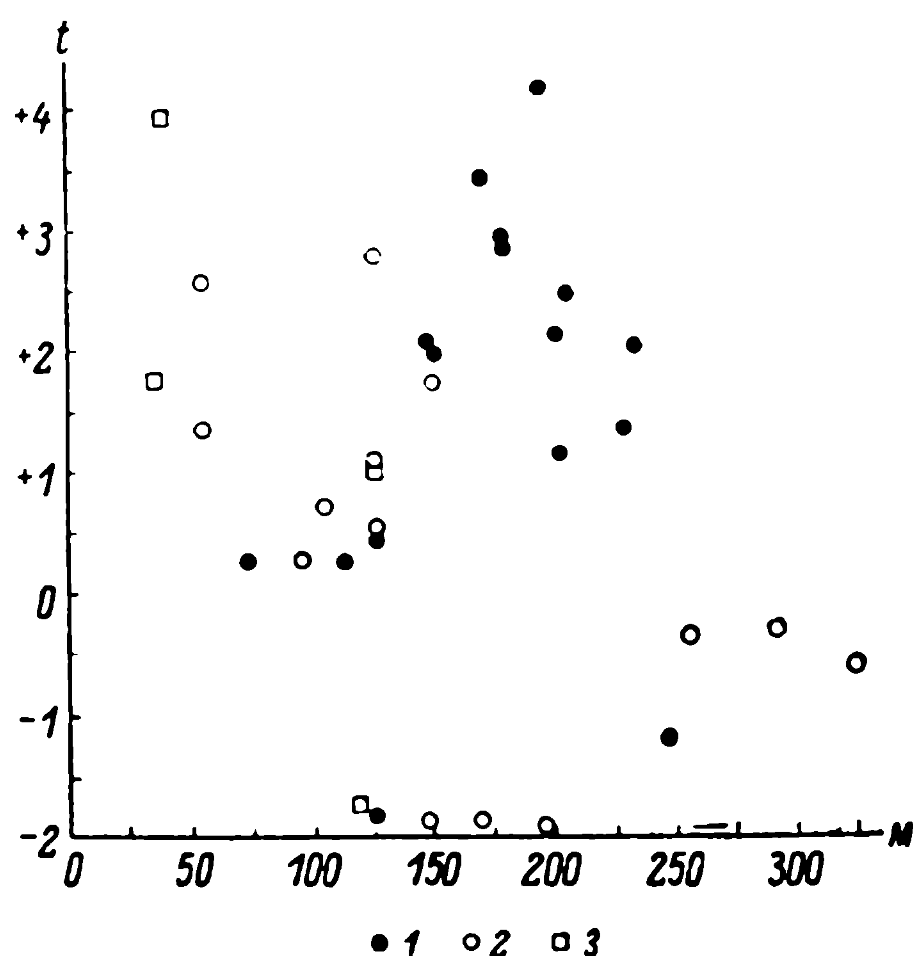


Рис. 7. Распределение численности *Spiochaetopterus typicus* (экз./м²) в I районе в зависимости от глубины (м) и придонной температуры (t°, С).

1 — >200 экз./м²; *2* — 50—200; *3* — < 50.

S. typicus встречен на глубинах от 25 до 325 м при температурах от +4 до —2° С. Как видно на рис. 7, наиболее плотные его поселения приурочены к определенным глубинам и температурам. Однако эти факторы, по-видимому, действуют лишь опосредованно, являясь косвенными показателями условий питания, данные по которым, к сожалению, отсутствуют. Наряду с пищевым фактором большую роль играет грунт, являющийся, по данным Р. Г. Лейбсон (1939), «определяющим экологическим моментом» для *S. typicus*. Только последним обстоятельством можно объяснить довольно большую разбросанность точек на рис. 7. Очевидно, в рассматриваемом районе этот вид находит особенно благоприятные условия питания на участках с глубинами 130—250 м, где во время рейса были отмечены придонные температуры порядка 1—4°, а также на глубинах 75—130 м с придонными температурами 0—0.5°. Следует отметить,

Таблица 1

Количественная характеристика видового состава многощетинковых червей I района

Вид	Частота встречаемости (%)	Доля средней биомассы (%)	Индекс значимости
Phyllodoce groenlandica	70	0.15	10.50
Glycera capitata	27	0.06	1.62
Nephthis paradoxa	24	0.39	9.36
N. malmgreni	27	0.03	0.81
N. ciliata	88	0.82	72.16
Onuphis conchylega	45	0.76	34.20
Lumbrineris fragilis	36	0.70	25.20
L. minuta	91	0.06	5.46
Scoloplos armiger	76	0.09	6.84
Laonice cirrata	42	0.45	18.90
Spiochaetopterus typicus	100	68.85	6885.00
Chaetozone setosa	85	0.06	5.10
Stylarioides plumosa	18	0.33	5.94
Scalibregma inflatum	55	0.55	30.25
Eumenia crassa	3	0.09	0.27
Ammotrypane aulogaster	21	0.24	5.04
Rhodine gracilior	12	0.03	0.36
Nicomache lumbricalis	30	0.85	25.50
Praxillura longissima	45	0.03	1.35
Axiothella catenata	6	0.18	1.08
Praxillella gracilis	39	1.00	39.00
Maldane sarsi	97	15.06	1460.82
Owenia fusiformis	55	0.03	1.65
Myriochele heeri	67	0.06	4.02
M. oculata	100	0.61	61.00
Pectinaria hyperborea	42	0.21	8.82
Ampharete arctica	33	0.21	6.93
Anobothrus gracilis	30	0.27	8.10
Lysippe labiata	76	0.24	18.24
Amphicteis sundevalli	3	0.09	0.27
Terebellides stroëmi	97	0.39	37.83
Pista maculata	3	0.03	0.09
Amphitrite cirrata	6	0.64	3.84
Neoamphitrite groenlandica	18	0.67	12.06
Thelepus cincinnatus	9	0.73	6.57
Dasychone infarcta	6	0.18	1.08
Chone infundibuliformis	12	0.48	5.76
C. duneri	21	0.09	1.89
Myxicola infundibulum	3	0.06	0.18

что Е. П. Турпаева (1953), по-видимому, ошибочно отнесла *S. typicus* к группе «собирателей детрита». Близкий вид *S. oculatus* Webster, по данным Барнса (Barnes, 1964), питается, фильтруя воду, прогоняемую им через трубку, и является, таким образом, «фильтратором».

Второе место по значению в биомассе *Polychaeta* рассматриваемого района занимает *Maldane sarsi* — вид, встреченный на 32 станциях (встречаемость 97%) и образующий в среднем 15% общей биомассы (табл. 1). Этот вид характеризуется индексом значимости, равным 1461, что составляет 17% общей суммы этих индексов. Численность *M. sarsi* варьирует от 6 до 718 экз./м^2. Наибольшая для рассматриваемого района численность (рис. 4) отмечена возле о. Вайгач (718 экз./м^2), на глубоководных участках подводных склонов южного острова Новой Земли (в среднем 114 экз./м^2), в северной части Печорского мелководья (210 экз./м^2), в юго-западной части Мурманской банки (154 экз./м^2) и на участке, с севера охватывающем Гусиную банку (51 экз./м^2). Остальные участки

района повышенной биомассы *Polychaeta* характеризуются более низкими показателями численности *M. sarsi* — порядка 10—20 экз./м².

Как видно из расположения точек на рис. 8, распределение *M. sarsi* довольно четко зависит от глубины и температуры, которые и в этом случае, как было сказано выше, действуют не только как самостоятельные факторы, но и являются показателями трофики. «Глотатель» грунта *M. sarsi* (Турпаева, 1953), по-видимому, находит наиболее благоприятные условия на следующих участках рассматриваемого района: 1) с глубинами 25—100 м и с придонными температурами порядка 0+4° и 2) с глубинами 100—200 м и с придонными температурами от +1 до —2°. В первом случае грунт мелководных участков содержит большое количество пищевого детрита, разложение которого бактериями при относительно высокой температуре компенсируется поступлением нового детрита из толщи воды. Во втором случае, на более глубоководных участках, новый детрит поступает в грунт в меньших количествах и при высоких температурах быстро используется бактериями. Поэтому, очевидно, значительные скопления *M. sarsi* на глубинах 100—200 м приурочены к участкам с более низкими температурами, где деятельность бактерий менее интенсивна.

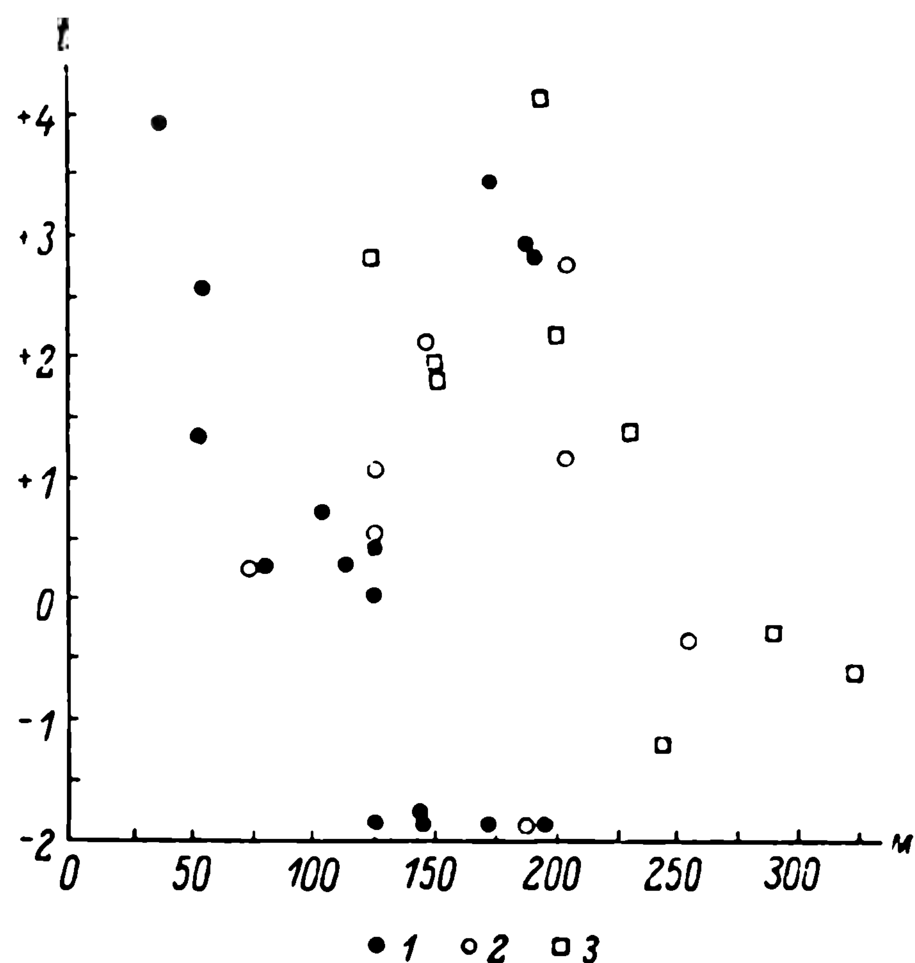


Рис. 8. Распределение численности *Maldane sarsi* (экз./м²) в I районе в зависимости от глубины (м) и придонной температуры (*t*°, С).

1 — > 70 экз./м²; *2* — 25—70; *3* — < 25.

Остальные виды в среднем составляют всего 12% общей биомассы многощетинковых червей. Из них следует отметить *Nephthys ciliata*, встреченного на 88% станций и характеризующегося индексом значимости, равным 72. Максимальная численность этого вида отмечена на ст. 823, где она равна 32 экз./м². Наиболее плотные поселения приурочены к глубинам от 100 до 250 м с придонными температурами 0+2°, а также к глубинам 200—300 м с придонными температурами от 0 до —1.5° (рис. 9).

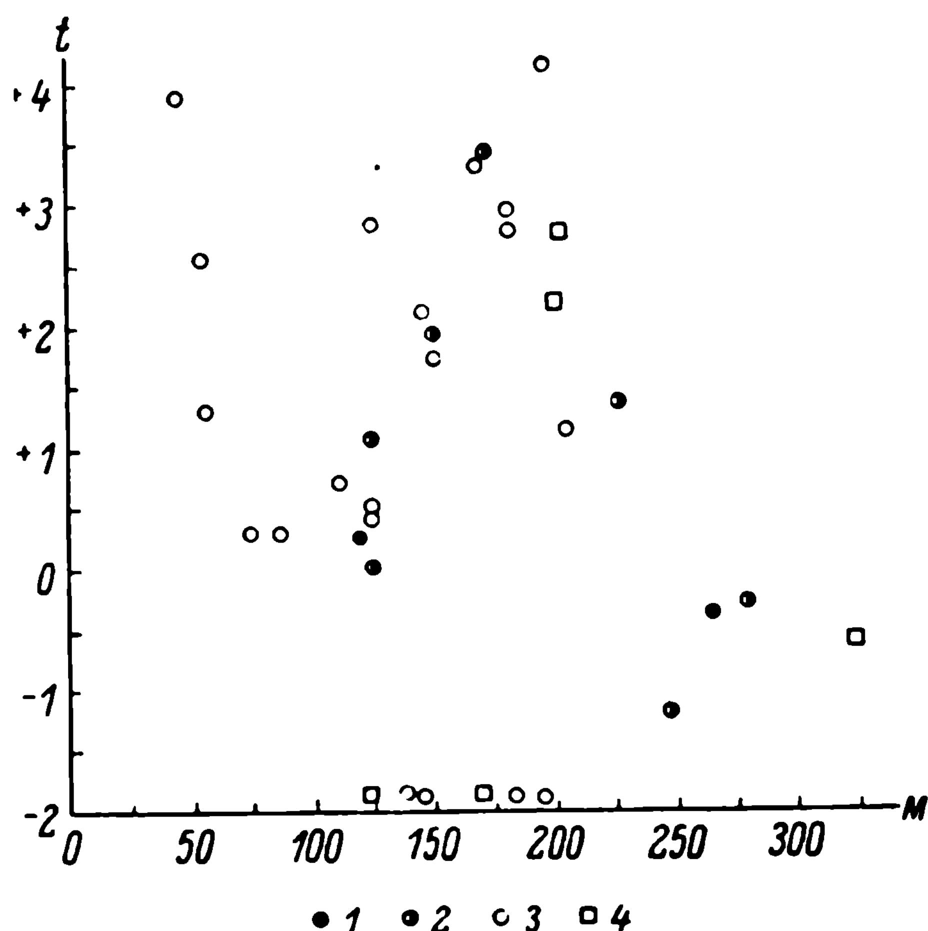


Рис. 9. Распределение численности *Nepthys ciliata* (экз./м²) в I районе в зависимости от глубины (м) и придонной температуры (*t*°, С).

1 — > 20 экз./м²; *2* — 10—20; *3* — < 10; *4* — отсутствует.

На 97% станций встречен *Terebellides stroemi*. Представители этого вида, однако, ни на одной станции не составляют более 3% биомассы (в среднем для района — 0.39%). Уловить непосредственную зависимость распределения численности этого вида от температуры и глубины (рис. 10) не удалось. Процветание этого эврибионтного вида, относящегося к «собирателям детрита», по-видимому, всецело зависит от условий питания.

На всех станциях встречен *Myriochele oculata*, образующий поселения значительной плотности, но из-за малого размера особей ни на одной станции не составляющий значительной доли биомассы (в среднем 0.61% общей биомассы). Заметную роль этот вид играет только на ст. 832, где его биомасса равна 6.21 г/м² (10% станционной биомассы многощетинковых червей).

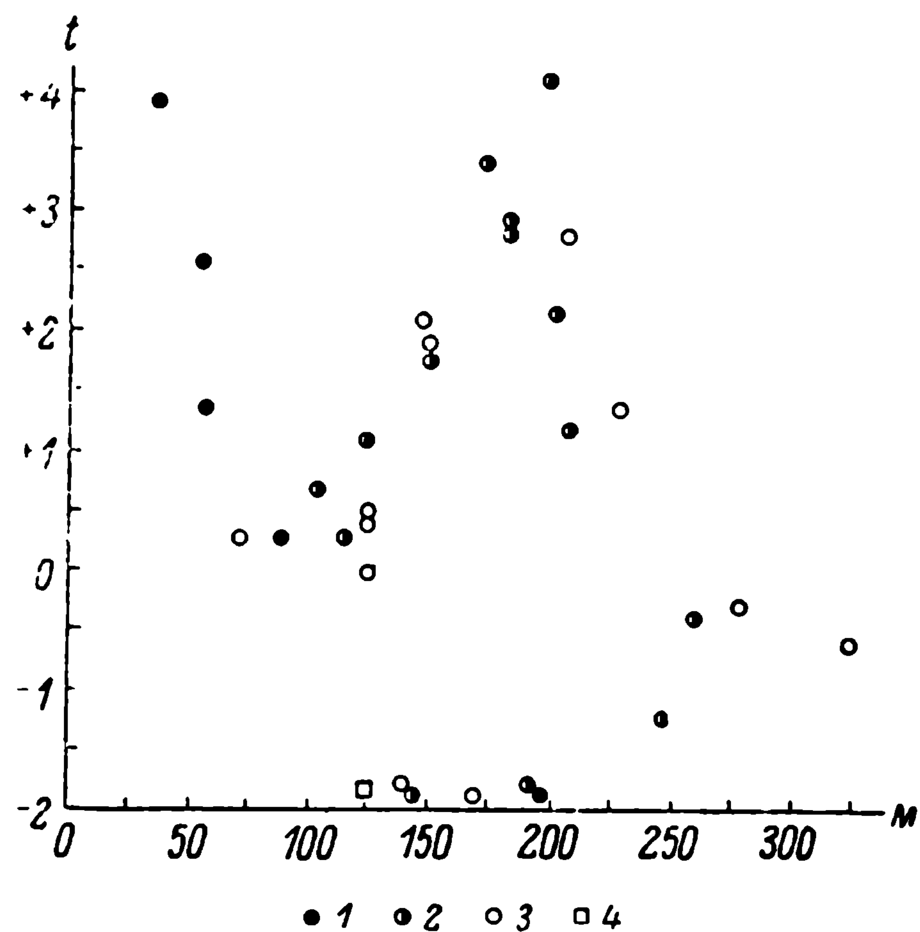


Рис. 10. Распределение численности *Terebellides stroemi* (экз./м²) в I районе в зависимости от глубины (м) и придонной температуры ($t°$, С).

1 — > 20 экз./м²; 2 — 10—20; 3 — <10; 4 — отсутствует.

Представляет интерес *Lumbrineris minuta*, встреченный на 91% станций и образующий поселения большой плотности (до 208 экз./м²), но не играющий сколько-нибудь значительной роли в биомассе из-за очень малого веса отдельных особей (в среднем 0.06% общей биомассы; индекс значимости равен 5.46). Аналогичную картину представляет собой распределение *Myriochele heeri*, который встречен на 67% станций и характеризуется индексом значимости, равным 4.02, а также *Lysippe labiata*, для которого эти показатели равны соответственно 76 и 18.24%.

Onuphis conchylega, *Scalibregma inflatum*, *Praxillella gracilis*, *Nicomache lumbricalis* распределены по рассматриваемому району очень мозаично и,

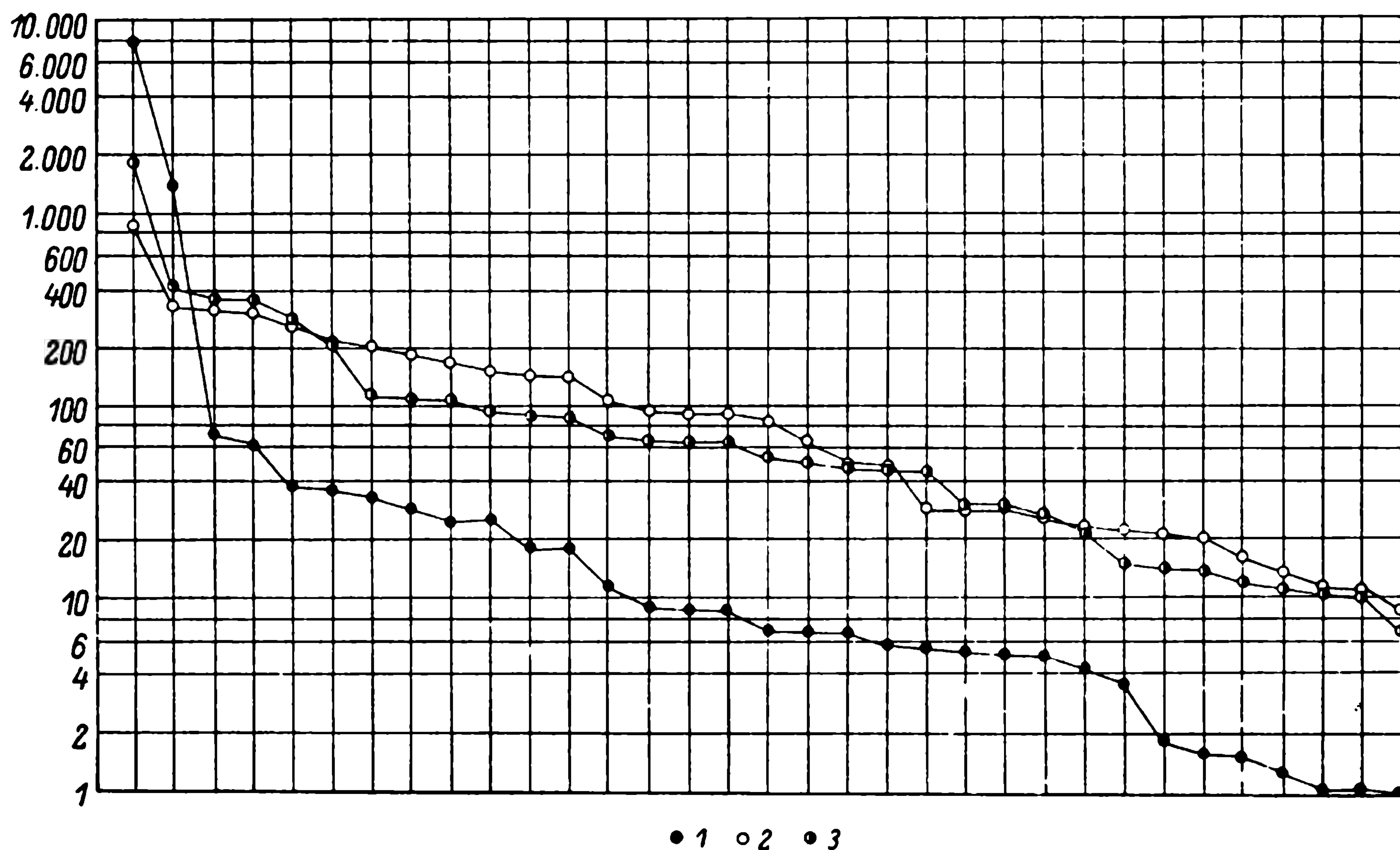


Рис. 11. Логарифмические кривые индексов значимости многощетинковых червей районов I, II, III. По горизонтальной оси виды расположены в порядке убывания их индексов значимости.

1 — I район; 2 — II район; 3 — III район.

несмотря на значительную численность в отдельных частях района, не играют большой роли в создании биомассы (табл. 1).

Количественная характеристика видового состава многощетинковых червей II района

Вид	Частота встречаемости (%)	Доля средней биомассы (%)	Индекс значимости
Phyllodoce groenlandica	63	2.56	161.28
Eteone longa	56	0.44	24.64
Nemidia torelli	13	0.69	8.97
Gattyana cirrosa	13	0.31	4.03
Antinoëlla sarsi	13	0.31	4.03
Pholoë minuta	38	0.06	2.28
Glycera capitata	38	7.93	301.34
Goniada maculata	19	0.25	4.75
Castalia aphroditoides	19	0.25	4.75
Nephthys paradoxa	13	0.25	3.25
N. longosetosa	38	2.43	92.34
N. ciliata	31	3.37	104.47
N. minuta	31	0.06	1.86
Onuphis conchylega	25	2.18	54.50
Lumbrineris fragilis	50	6.25	312.50
L. minuta	44	0.68	29.92
Scoloplos armiger	81	10.19	825.39
Laonice cirrata	31	2.93	90.83
Spio filicornis	44	0.38	16.72
Spiochaetopterus typicus	38	5.75	218.50
Chaetozone setosa	81	2.50	202.50
Diplocirrus hirsutus	38	1.31	49.78
Brada granulata	6	0.44	2.64
Scalibregma inflatum	38	0.31	11.78
Ophelia limacina	38	4.56	173.28
Ammotrypane aulogaster	19	1.63	30.97
Travisia forbesii	38	6.94	263.72
Notomastus latericeus	19	0.06	1.14
Rhodine gracilior	19	1.06	20.14
Nicomache limbricalis	38	0.69	26.22
Praxillura longissima	31	2.06	63.86
Leiochone polaris	50	0.50	25.00
Praxillella gracilis	13	0.56	7.28
P. praetermissa	69	2.75	189.75
Asychis biceps	6	0.38	2.28
Maldane sarsi	50	3.06	153.00
Owenia fusiformis	75	1.25	93.75
Myriochele oculata	81	4.38	354.78
Pectinaria hyperborea	13	0.94	12.22
Ampharete acutifrons	31	0.13	4.03
Anodothrus gracilis	50	0.13	6.50
Lysippe labiata	56	1.44	80.64
Terebellides stroemi	56	2.75	154.00
Neoamphitrite groenlandica	6	0.19	1.14
Laphania boecki	38	0.81	30.78
Leaena abranchiata	19	0.25	4.75
Artacama proboscidea	6	0.31	1.86
Thelepus cincinnatus	6	2.37	14.22
Potamilla neglecta	6	0.44	2.64
Chone duneri	31	0.69	21.39
Euchone papillosa	6	1.00	6.00

На основании распределения индексов значимости (рис. 11) в районе повышенной биомассы многощетинковых червей четко выделяются следующие группы: 1) доминирующий вид — *Spiochaetopterus typicus*; 2) характерный вид I порядка — *Maldane sarsi*; 3) характерные виды II порядка — *Maphthys ciliata*, *Myriochele oculata*, *Praxillella gracilis*, *Terebellides stroemi*, *Onuphis conchylega*, *Scalibregma inflatum*, *Nicomache lumbricalis*, *Lumbrineris fragilis*. Остальные виды (табл. 1) являются второстепенными.

2. Район низкой биомассы объединяет прибрежные области южной части Баренцева моря с плотными грунтами. Территориально его можно разделить на 3 подрайона, охватывающих (рис. 1): 1) подводный склон Мурмана, юго-восточную часть Мурманской банки, южную часть Колгуевского мелководья, Приканинский район (10 станций); 2) южную часть Печорского мелководья (4 станции); 3) прибрежную часть склонов южного острова Новой Земли (2 станции). Массовые виды многощетинковых червей, однако, распределены по всему району относительно равномерно, и с этой точки зрения не удалось уловить разницы между подрайонами. Поэтому ниже весь район рассматривается как одно целое. Станции, расположенные здесь, распределены по глубинам следующим образом:

Глубина (м)	Количество станций
0—49	5
50—99	7
100—149	3
>150	2

Биомасса многощетинковых червей колеблется от 0.1 до 6 г/м^2, составляя в среднем 3.5 г/м^2. Из 93 встреченных в этом районе видов сколько-нибудь значительную роль в создании биомассы играет 51 вид (табл. 2). Биомасса каждого из оставшихся 42 видов ни на одной станции не достигает 1% станционной биомассы. Вместе в среднем они составляют менее 7% биомассы *Polychaeta* района.

При общем рассмотрении бросается в глаза гораздо более мозаичное распределение многощетинковых червей, чем в предыдущем районе. Ни один вид не встречен на всех станциях района. Это объясняется большим разнообразием грунтов, условно отнесенных к «плотным». Кроме того, прибрежные, относительно мелководные части морского дна на протяжении довольно обширного района образуют большое количество микроландшафтов, создающих для многощетинковых червей самые разнообразные условия обитания. Неравномерность распределения дополняется отсутствием ясно выраженного доминирования. В то время как на каждой станции предыдущего района обычно можно было выделить только 1—2 вида, создающих большую часть биомассы, здесь биомасса на каждой станции составлена в основном 4—6 видами. Очевидно, мелководная прибрежная область с плотными грунтами характеризуется меньшей дифференциацией в отношении источников питания *Polychaeta*, чем более глубоководная область с мягкими грунтами, что не позволяет ни одному виду получить здесь серьезного преобладания в конкурентной борьбе за пищу.

Наибольшую роль в создании биомассы многощетинковых червей рассматриваемого района играет *Scoloplos armiger*. Этот вид, встреченный на 81% станций, в среднем составляет 10% общей биомассы. Численность *S. armiger* колеблется от 2 до 71 экз./м^2, составляя в среднем (с учетом станций, где этот вид отсутствует) 18 экз./м^2. Распределение *S. armiger* по станциям (рис. 12) [2] указывает на то, что этот вид предпочитает поло-

[2] Использованы данные также по первому району.

жительные температуры и глубины до 200 м. В этих пределах он распределяется в зависимости от условий питания, механического состава грунта и биотических факторов. Последние особенно сильно проявляются на мягких грунтах, где «глотатель» *S. armiger* вступает в конкурентные отношения с *Maldane sarsi*.

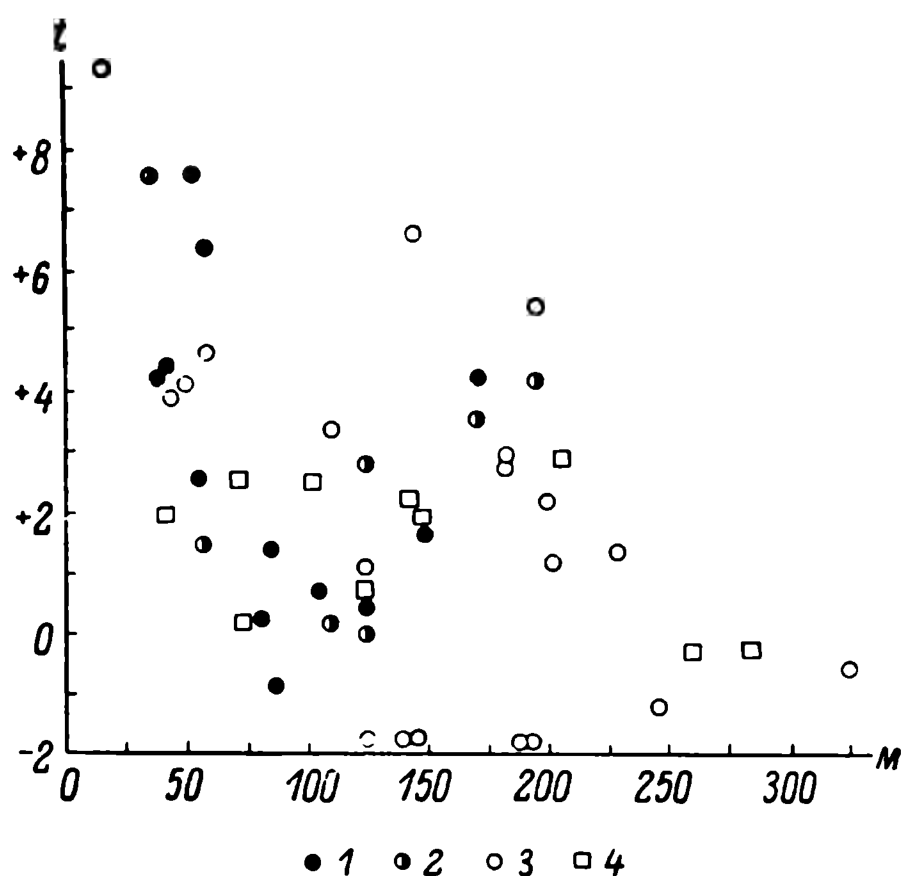


Рис. 12. Распределение численности *Scoloplos armiger* (экз./м²) в зависимости от глубины (м) и придонной температуры ($t°$, С).

1 — > 20 экз./м²; *2* — 10—20; *3* — < 10; *4* — отсутствует.

Существенную роль в создании биомассы многощетинковых червей, несмотря на малый вес отдельных особей, играет *Myriochele oculata*, встреченный на 81% станций и в среднем составляющий 4.38% общей биомассы *Polychaeta* района. Наибольшая биомасса этого вида отмечена для второго подрайона (южная часть Печорского мелководья), где она достигает 1.02 г/м², составляя 29% биомассы многощетинковых червей на ст. 769. Распределение в зависимости от глубины и температуры (рис. 13) [3] указывает на то, что этот вид предпочитает положительные температуры, причем ясно видно, что на глубинах до 150 м температура не является определяющим фактором: большую роль играют механический состав грунта и содержание в нем органических веществ, являющихся пищей «глотателя» *M. oculata*. Следует отметить, что в районе исследования этот вид встречается на всех глубинах начиная с 14 м (рис. 13) и на 30—75 м образует значительные для него биомассы, что не соответствует утверждению Р. Г. Лейбсон (1939), а также В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939) о явной приуроченности *M. oculata* к глубинам 150—200—300 м.

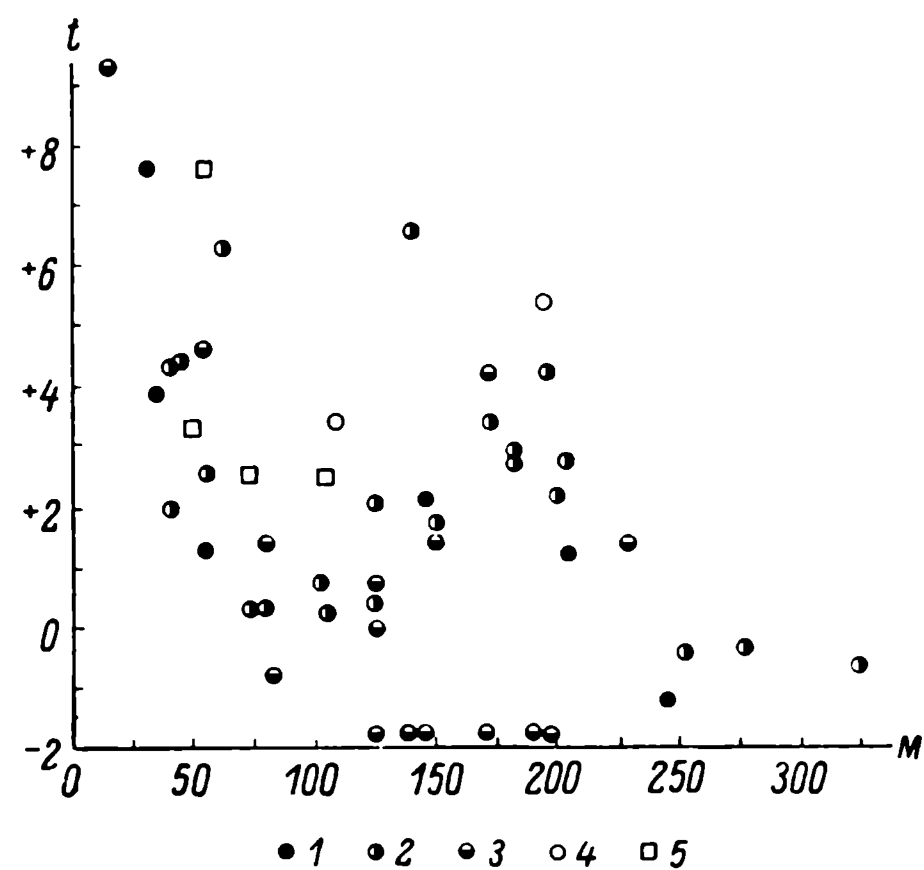


Рис. 13. Распределение биомассы *Myriochele oculata* (г/м²) в зависимости от глубины (м) и придонной температуры ($t°$, С).

1 — > 1 г/м²; *2* — 0.1—1; *3* — 0.01—01; *4* — 0.001—0.01; *5* — отсутствует.

На 81% станций встречен *Chaetozone setosa*. Однако этот вид из-за незначительного веса отдельных особей играет сравнительно небольшую роль в создании биомассы (в среднем 2.50% по району), хотя и характеризуется иногда значительной численностью — до 126 экз./м² на ст. 792.

Praxillella praetermissa и *Owenia fusiformis*, встреченные сооответственно на 69 и 75% станций, несмотря на больший, чем у предыдущего вида, вес отдельных особей, не создают плотных популяций, что сильно понижает их общее значение в биомассе (2.75 и 1.25% в среднем по району).

Несмотря на низкий процент встречаемости, *Lumbrineris fragilis*, *Glycera capitata* и *Travisia forbesii* играют более значительную роль в со-

[3] Использованы данные также по первому району.

дании биомассы, чем *Praxillella praetermissa* и *Owenia fusiformis*. Они составляют вместе 21.12% средней биомассы многощетинковых червей района благодаря большому весу отдельных особей. Следует отметить почти полное отсутствие первого вида на станциях, расположенных в области южной части Печорского мелководья (только на ст. 770 обнаружен обрывок червя). Значение второго вида особенно возрастает на грунте, где содержится мало мелкой фракции (на ракуше с галькой и гравием).

Spiochaetopterus typicus встречен только на 38% станций, хотя пустые трубки этого вида попадались в дночерпатели чаще.

Распределение индексов значимости (рис. 11) не позволяет четко выделить доминирующие и характерные формы, так как график представляет собой более или менее плавную кривую. На общем фоне выделяется только *Scoloplos armiger*, который хотя и встречен на 81% станций и имеет самый большой индекс значимости составляет менее 15% средней биомассы многощетинковых червей района и, следовательно, лишь с натяжкой может быть назван доминирующим. Далее индексы значимости отдельных видов постепенно уменьшаются. Место каждого вида в этой последовательности указывает на его относительную роль в фауне *Polychaeta* района: *Myriochele oculata*, *Lumbrineris fragilis*, *Glycera capitata*, *Travisia forbesii*, *Spiochaetopterus typicus*, *Chaetozone setosa*, *Praxillella praetermissa*, *Ophelia limacina*, *Phyllodoce groenlandica*, *Terebellides stroemi*, *Maldane sarsi*, *Nephthys ciliata*, *Owenia fusiformis*, *Nephthys longosetosa*, *Laonice cirrata*, *Lysippe labiata*, *Praxillura longissima*, *Onuphis conchylega*, *Diplocirrus hirsutus*, *Ammotrypane aulogaster* и т. д. (табл. 2). Ст. 152, где отмечено большое количество камней в грунте, территориально относящаяся к рассмотренному району, отличается от остальных более высокой биомассой многощетинковых червей (13 г/м^2).

Рассмотренные районы ясно отличаются один от другого и биомассой многощетинковых червей, и их количественным распределением. Однако эти районы охватывают не всю исследованную область морского дна. Целый ряд станций, четко отличаясь по биомассе *Polychaeta* от участков района повышенной биомассы и территориально примыкая к нему, в то же время отличается и от второго района, хотя эти отличия подчас не очень велики. Несмотря на то что переход от станций с низкой биомассой к этим станциям происходит постепенно, оказалось возможным условно разграничить их, объединив «переходные» станции в отдельный, третий, район.

3. «Переходный» район охватывает Гусиную банку, северную часть Канинско-Колгуевского мелководья и северо-восточную часть Печорского мелководья. К этому же району оказалось возможным присоединить ст. 155 в области подводного склона Мурмана и ст. 814 в области склона южного острова Новой Земли (рис. 1).

В «переходном» районе расположено 19 станций, характеризующихся грунтами, которые трудно определенно отнести к мягкому или плотному, и следующим образом расположенных по глубинам:

Глубина (м)	Количество станций
0—49	3
50—99	10
100—149	4
>150	2

Биомасса многощетинковых червей в среднем составляет 16 г/м^2. На долю 49 (табл. 3) из 87 видов приходится свыше 95% средней биомассы, так что не будет ошибкой утверждать, что роль оставшихся видов в создании биомассы ничтожна.

Третий район является переходным не только по значению биомассы *Polychaeta*, но и по распределению значимости отдельных видов в ее создании.

Таблица 3

Количественная характеристика видового состава многощетинковых червей III района

Вид	Частота встречаемости (%)	Доля средней биомассы (%)	Индекс значимости
Phyllodoce groenlandica	53	1.74	92.22
Eteone spetzbergensis	11	0.05	0.55
Nemidia torelli	21	0.05	1.05
Antinoëlla badia	5	0.10	0.50
Glycera capitata	37	3.00	111.00
Nereis zonata	5	0.05	0.25
Nephthys paradoxa	21	3.11	65.31
N. longosetosa	21	3.21	67.41
N. ciliata	47	6.53	306.91
Onuphis conchylega	26	0.26	6.76
Lumbrineris fragilis	53	7.21	382.13
L. minuta	79	0.68	53.72
Scoloplos armiger	89	4.53	403.17
Laonice cirrata	21	2.11	44.31
Spio filicornis	53	0.21	11.13
Spiochaetopterus typicus	74	25.42	1881.08
Chaetozone setosa	84	1.05	88.20
Scalibregma inflatum	63	0.47	29.61
Ophelia limacina	16	3.53	56.48
Ammotrypane aulogaster	21	0.79	16.59
Travisia forbesii	11	2.58	28.38
Notomastus latericeus	37	0.84	31.08
Nicomache lumbricalis	16	3.11	49.76
Praxillura longissima	21	0.05	1.05
Leiochone polaris	42	0.11	4.62
Axiothella catenata	11	0.63	6.93
Praxillella praetermissa	47	0.32	15.04
Asychis biceps	5	0.26	1.30
Maldane sarsi	79	1.47	116.13
Myriochele oculata	95	4.05	384.75
Pectinaria hyperborea	21	0.58	12.18
Ampharete arctica	32	0.63	20.16
A. goesi	11	0.11	1.21
A. acutifrons	32	1.53	48.96
Anobothrus gracilis	63	3.32	209.16
Lysippe labiata	79	0.84	66.36
Terebellides stroemi	68	1.32	89.76
Pista maculata	5	0.05	0.25
Amphitrite cirrata	11	0.16	1.76
A. birulai	5	0.05	0.25
Neoamphitrite groenlandica	11	0.58	6.38
Thelepus cincinnatus	11	1.37	15.07
Leaena abranchiata	53	1.37	72.61
Laphania boecki	63	0.16	10.08
Terebellidae (обрывки)	5	1.00	5.00
Chone infundibuliformis	26	4.21	109.46
C. duneri	42	0.32	13.44
Euchone analis	21	0.10	2.10
Myxicola infundibulum	5	0.05	0.25

Как и в первом районе, основную роль здесь играет *Spiochaetopterus typicus*, встреченный на 74% станций и в среднем образующий 25% биомассы. Численность этого вида, однако, нигде не превышает 160 экз./м², в среднем составляя 37 экз./м², что явно меньше соответствующих значений, отмеченных для первого района.

Scoloplos armiger и *Myriochele oculata*, играющие основную роль в создании биомассы многощетинковых червей на станциях второго района, здесь составляют вместе около 9% средней биомассы и встречены соответственно на 89 и 95% станций. Численность *Scoloplos armiger* в третьем районе даже выше, чем во втором— до 136 экз./м², но относительно малая величина отдельных особей не позволяет этому виду соперничать по биомассе с крупными *Spiochaetopterus typicus*.

То же относится и к *Myriochele oculata*, который здесь образует рекордную для этого вида биомассу, равную 8.13 г/м² (ст. 763), что почти в 2 раза превосходит величину максимальной биомассы, указанной для этого вида В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939), — 4.4 г/м².

Крупные *Lumbrineris fragilis*, встреченные на 53% станций, составляют 7% средней биомассы, хотя и не образуют таких плотных поселений, как во втором районе (до 10 экз./м²).

Следует отметить обладающих большой частотой встречаемости *Lumbrineris minuta*, *Chaetozone setosa*, *Lysippe labiata*, *Terebellides stroemi* и *Laphania boecki* (табл. 3), которые тем не менее не играют значительной роли в создании биомассы многощетинковых червей из-за малого веса отдельных особей.

Таким образом, очевидно, что массовые виды *Polychaeta*, создающие биомассу на станциях третьего района, не являются характерными только для него, а играют более или менее значительную роль в первом и во втором районах. Исключение составляет *Anobothrus gracilis*, встреченный на 63% станций и образующий 3.32% средней биомассы.

Maldane sarsi, один из основных создателей биомассы на станциях первого района, здесь встречен на 79% станций, но составляет лишь около 1.5 % средней биомассы. Этот вид приурочен к мягким грунтам, где может характеризоваться очень большими численностями. В этом смысле характерна станция 756, территориально относящаяся к третьему району (иловое пятно к юго-востоку от о. Колгуев), где численность *M. sarsi* равна 1058 экз./м² и где этот вид образует 67% станционной биомассы.

На основании распределения индексов значимости (рис. 11) четко выделяются: 1) доминирующий вид — *Spiochaetopterus typicus*; 2) характерные виды I порядка — *Scoloplos armiger*, *Myriochele oculata*, *Lumbrineris fragilis* и *Nephthys ciliata*; 3) характерные виды II порядка — *Anobothrus gracilis*, *Maldane sarsi*, *Glycera capitata*, *Chone infundibuliformis*, *Phyllodoce groenlandica*, *Terebellides stroemi* и *Chaetozone setosa*.

Остальные виды (табл. 1) для третьего района являются второстепенными.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученная карта распределения биомассы многощетинковых червей в общем довольно хорошо совпадает с картой распределения *Polychaeta*, приведенной в работе В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939). Несколько более высокие показатели биомассы для северной части района исследования (у названных авторов — 28—50 г/м²) и более низкие показатели для Колгуевского пятна (соответственно 62 г/м²) достоверно не отличаются от их данных. Приканинское пятно повышенной биомассы многощетинковых червей, отмеченное В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем, могло быть

пропущено ввиду недостаточного в этом районе количества станций. Впрочем, здесь обнаружено пятно повышенной численности *Maldane sarsi*, которая не дала высоких показателей биомассы из-за малого размера составляющих ее экземпляров. В 1958 г., когда количество станций в Приканинском районе было больше, на мягком грунте обнаружены биомассы 19 и 72 г/м^2, в основном образованные *M. sarsi* (материал обработан Л. И. Москалевым). Представляет интерес, что живых экземпляров *Spiochaetopterus typicus* в 1958 г. обнаружено не было — только небольшое количество пустых трубок этого вида.

Картина распределения многощетинковых червей, полученная для северной части района Печорского мелководья, а также для глубоководных частей района склонов южного берега Новой Земли и для Гусиного желоба, сильно отличается от данных М. С. Идельсона (1933) и В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939). Обращают на себя внимание низкие показатели биомассы, полученные названными авторами в этих районах, тогда как именно здесь имеются все условия для развития богатой фауны *Polychaeta*: мягкий грунт, обилие пищи. В 1959 г. в этих районах отмечена биомасса многощетинковых червей даже несколько более высокая, чем на западе района исследования, однако достоверно не отличающаяся от нее. Таким образом, пятна повышенной биомассы у о. Вайгач оказались теперь соединенными с пятном, отмеченным предыдущими исследователями у Гусиной банки. Причины этого изменения частично вскрываются при рассмотрении карт распределения численности руководящих форм мягких грунтов *Spiochaetopterus typicus* (рис. 3) и *Maldane sarsi* (рис. 4). Бросается в глаза, что на востоке *M. sarsi* образует популяции повышенной плотности именно там, где предыдущими исследователями были отмечены пятна повышенной биомассы многощетинковых червей (Приканинский район, Колгуевское и Вайгачское пятна). Однако средний вес одного экземпляра этого вида в 1959 г. был здесь относительно низким — около 16 мг. В этих же районах или отсутствует, или очень незначительна популяция *Spiochaetopterus typicus*. Большая биомасса многощетинковых червей в районе южного берега Новой Земли образована обоими видами: *S. typicus* и *M. sarsi*, причем уменьшение численности последнего вида здесь компенсируется значительным повышением среднего веса одного экземпляра (примерно 188 мг). И, наконец, Гусиный желоб отличается очень плотной популяцией *S. typicus* и малой численностью *M. sarsi*, популяция которого состоит в основном из небольших экземпляров (около 25 мг).

Таким образом, в центральной и восточной частях района исследования, по данным 1959 г., можно констатировать постепенное уменьшение плотности популяции *M. sarsi* и увеличение численности *S. typicus* в направлении с юга на север.

Восточная часть района повышенной биомассы многощетинковых червей (по данным 1959 г.) совпадает с комплексами *IIIa*, *IIIb* и *IIIf* (Броцкая и Зенкевич, 1939). В районах, занятых комплексами *IIIa* и *IIIb*, биомасса многощетинковых червей значительно повысилась за счет увеличения численности *S. typicus* в среднем в 10 раз. В комплексе *IIIf* (Приновоземельский желоб), по данным В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича, *S. typicus* отсутствовал. В 1959 г. в этом районе отмечено гораздо больше видов многощетинковых червей, в частности популяция *S. typicus* значительной плотности.

При рассмотрении видового состава *Polychaeta* создается впечатление, что границы комплексов, намеченные В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем, сильно сместились. Так, в районах комплексов *IIIb* (Вайгачское пятно), *IIIc* и *IIIf* раньше не был отмечен *S. typicus*, а теперь этот вид здесь имеется, причем в последнем районе в большом количестве.

В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич рассматривают проникновение *S. typicus* на восток как влияние западных комплексов II группы. Сейчас уже трудно даже говорить о влиянии, так как по численности поселения *S. typicus* на мягких грунтах в восточной части района в 1959 г. не уступали, а иногда и превосходили популяции этого вида на западе. Вместе с тем *S. typicus* не проник в приколгуевскую часть комплекса *IIIb* и в район комплекса *IIId*. Следовательно, влияние западных комплексов в основном сказывается именно в тех районах, где проходят ветви Нордкапского течения.

Распространение *S. typicus* на восток, возможно, обусловлено процессом общего потепления Арктики. Однако к этому предположению следует относиться с осторожностью, так как и в настоящее время холодные годы могут сильно тормозить развитие популяции этого вида в восточных частях района. Это подтверждается, правда, немногочисленными данными, полученными Л. И. Москалевым в районе Приновоземельского желоба в 1958 г., отличавшемся от 1959 г. заметно более низкими среднемесячными и среднегодовой придонной температурами (Кондрацова, 1961). В холодном 1958 г. средняя биомасса многощетинковых червей в районе Приновоземельского желоба составила всего 12 г/м^2, а *S. typicus* был встречен не на всех станциях, причем количество его не превышало 20 экз./м^2. На всех станциях были обнаружены пустые трубки этого вида, сохраняющиеся в грунте продолжительное время (Дерюгин, 1924).

ВЫВОДЫ

1. Результаты обработки дночерпательного материала, полученного во время 8-го рейса э/с «Профессор Дерюгин», подтвердили выводы, сделанные В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем на основании анализа многолетних сборов об относительной равномерности (по сравнению с другими группами бентоса) общего распределения биомассы многощетинковых червей в южной части Баренцева моря и о приуроченности районов с повышенной биомассой к мягкому грунту.

2. Применение «индекса различия» для сравнения соседних станций показало, что на основании сравнения величин биомассы многощетинковых червей на большинстве соседних станций нельзя достоверно установить их различия. Часто встречающаяся большая разница в показателях двух дночерпателей на одной станции говорит о том, что в действительности существуют значительные локальные колебания численности многощетинковых червей, зависящие от влияния тех или иных факторов: количества пищи, температуры, солености и т. д. Однако на разных станциях в районе исследования эти колебания не могут быть учтены, так как при существующей методике работы не выходят за пределы точности дночерпателя как прибора для количественного исследования бентоса даже на наиболее благоприятных для его работы грунтах.

3. Районы, выделенные в южной части Баренцева моря по распределению биомассы многощетинковых червей, отличаются один от другого количественными соотношениями отдельных видов.

4. Биомасса многощетинковых червей в районе исследования создается в основном несколькими видами. На мягких грунтах это *Spiochaetopterus typicus* и *Maldane sarsi*. На плотных грунтах количество доминирующих в биомассе видов увеличивается, но главную роль играют *Scoloplos armiger*, *Myriochele oculata* и *Lumbrineris fragilis*.

5. Отмечено сильное возрастание биомассы многощетинковых червей на мягких грунтах в восточной части района по сравнению с данными В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939). Это возрастание вызвано значительным увеличением здесь численности *S. typicus* и появлением этого

Список видов многощетинковых червей южной части Баренцева моря

Вид	Районы		
	I	II	III
Phyllodoce groenlandica Oersted	+	+	+
Anaitis wahlbergi Malmgren	+	—	—
Eteone longa (Fabricius)	+	+	+
E. spetzbergensis Malmgren	+	—	+
E. (Mysta) barbata Malmgren	+	—	+
Nemidia torelli Malmgren	+	+	+
Harmothoë imbricata (L.)	+	+	+
H. impar (Johnston)	+	+	+
H. rarispina (Sars)	+	—	—
Gattyana cirrosa (Pallas)	+	+	+
Antinoëlla sarsi (Kinberg)	+	+	+
A. badia (Theél)	+	—	+
Pholoë minuta Fabricius	+	+	+
Glycera capitata Oersted	+	+	+
Goniada maculata Oersted	—	+	—
Syllis (Ehlersia) oerstedi (Malmgren)	+	+	—
S. (Typosyllis) armillaris (O. F. Müller)	—	+	—
S. (Typosyllis) fasciata Malmgren	—	+	—
Sphaerosyllis erinaceus Clapared	+	—	—
Eusyllis blomstrandi Malmgren	+	+	—
Autolytus prismaticus (Fabricius)	—	—	+
Castalia aphroditoides (Fabricius)	+	+	+
Nereis zonata Malmgren	+	+	+
Nephthys paradoxa Malmgren	+	+	+
N. malmgreni Theél	+	+	—
N. longosetosa Oersted	—	+	+
N. ciliata (O. F. Müller)	+	+	+
N. minuta Theél	+	+	+
Paramphinome pulchella Sars *	+	—	—
Ephesia gracilis Rathke	+	—	—
Sphaerodorum philippi Fauvel *	+	—	—
Eunice norvegica (L.)	—	+	—
Onuphis (Nothria) conchylega Sars	+	+	+
Lumbrineris fragilis (O. F. Müller)	+	+	+
L. minuta Theél	+	+	+
Scoloplos armiger (O. F. Müller)	+	+	+
Laonice cirrata (Sars)	+	+	+
Spio filicornis (O. F. Müller)	+	+	+
Spiophanes kröyeri Grube	+	+	—
Prionospio cirrifera Wirén	—	—	+
Polydora quadrilobata Jacobi	—	+	+
Polydora sp.	+	+	+
Pygospio elegans Claparède	+	+	+
Aricidea uschakowi Zachs	—	+	+
A. suecica Eliason *	+	+	+
Paraonis gracilis Tauber *	+	+	+
P. lyra Southern *	+	+	+
Spiochaetopterus typicus Sars	+	+	+
Cirratulus cirratus (O. F. Müller)	+	+	—
Chaetozone setosa Malmgren	+	+	+
Cossura longicirrata Webster et Benedict	+	+	—
Diplocirrus hirsutus (Hansen)	+	+	+
Stylarioides plumosa (O. F. Müller)	+	+	—
Brada granulata Malmgren	—	+	+
B. villosa (Rathke)	+	+	+
Scalibregma inflatum Rathke	+	+	+
Eumenia crassa Oersted	+	—	—
Ophelia limacina (Rathke)	+	+	+
Ammotrypane aulogaster Rathke	+	+	+
Travisia forbesii (Johnston)	—	+	+

Вид	Районы		
	I	II	III
Notomastus latericeus Sars	+	+	+
Heteromastus filiformis (Clapared)	+	+	+
H. filiformis laminariae Zachs	—	—	+
Capitella capitata (Fabricius)	+	+	+
Rhodine gracilior (Tauber)	+	+	+
Nicomache lumbricalis (Fabricius)	+	+	+
Petaloproctus tenuis (Theél) *	+	+	+
Praxillura longissima Arwidsson	+	+	+
Leiochone polaris (Theél)	+	+	+
Axiothella catenata (Malmgren)	+	+	+
Praxillella gracilis Sars	+	+	+
P. praetermissa Malmgren	+	+	+
Asychis biceps (Sars)	+	+	+
Maldane sarsi Malmgren	+	+	+
Owenia fusiformis Delle Chiaje	+	+	+
Myriochele heeri Malmgren	+	+	+
M. oculata Zachs	+	+	+
Pectinaria (Cistenides) hyperborea Malmgren	+	+	+
Melinna elisabethae McIntosh	+	+	+
M. cristata (Sars)	+	—	—
Ampharete arctica Malmgren	+	+	+
A. goesi Malmgren	—	—	+
A. acutifrons Grube	+	+	+
Sabellides borealis Sars	+	+	+
Glyphanostomum pallescens (Theél)	+	+	—
Anobothrus gracilis (Malmgren)	+	+	+
Lysippe labiata Malmgren	+	+	+
Amphicteis gunneri Sars	+	+	—
A. sundevalli Malmgren	+	—	—
Amage auricola Malmgren	+	+	—
Terebellides stroëmi Sars	+	+	+
Artacama proboscidea Malmgren	+	+	+
Pista cristata (O. F. Müller)	+	—	—
P. maculata (Dalyell)	+	+	—
Amphitrite cirrata O. F. Müller	+	—	+
A. birulai Ssolowiew *	—	—	+
Neoamphitrite groenlandica Malmgren	+	+	+
Thelepus cincinnatus (Fabricius)	+	+	+
Nicolea venustula Montagu	+	—	—
Proclea graffi (Langerhans)	+	+	+
Leaena abranchiata Malmgren	+	+	+
Lanassa sp.?	+	—	—
L. aphania boecki Malmgren	+	+	+
L. sp. *sensu* Uschakow *	—	—	+
Polycirrus medusa Grube	+	+	—
Lysilla loveni Malmgren *	—	+	+
Laonome kröyeri Malmgren	+	+	+
Sabella fabricii Kröyer	+	+	—
Potamilla reniformis Kröeyr	—	+	—
P. neglecta (Sars)	—	+	—
Dasychone infarcta Kröyer	+	—	+
Chone infundibuliformis Kröyer	+	+	+
C. duneri Malmgren	+	+	+
C. murmanica Lukasch	+	+	+
Euchone papillosa (Sars)	+	+	+
Eu. analis (Kröyer)	+	+	+
Myxicola infundibulum (Renier)	+	—	+
Spirorbis (Dexiospira) spirillum var. *ascendens* Levinsen	+	—	—
S. (Paradexiospira) violaceus Levinsen	—	—	+
S. (Laeospira) granulatus L.	—	—	+

вида там, где его не было ранее, что указывает на усилившееся влияние на эту часть района западных комплексов (по Броцкой и Зенкевичу). Последнее явление, возможно, связано с общим процессом потепления Арктики, но также может быть отнесено за счет теплого 1959 г.

ЛИТЕРАТУРА

Броцкая В. А. и Л. А. Зенкевич. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.

Дерюгин К. М. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30′ в. д.). Тр. Северн. н.-промысл. эксп., вып. 19.

Зацепин В. И. 1962. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского прибрежья Баренцева моря и их связь с сообществами северной Атлантики, ч. I. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. XII.

Зенкевич Л. А. 1927. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева и Белого морей. Тр. Плов. морск. научн. инст., т. II, вып. 4.

Зенкевич Л. А. 1930. Количественный учет донной фауны Приканинского района. Тр. Морск. научн. инст., т. IV, вып. 3.

Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. Изд. АН СССР, М.

Идельсон М. С. 1933. Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцева моря. Тр. Гос. океаногр. инст., т. III, вып. 4.

Кленова М. В. 1960. Геология Баренцева моря. Изд. АН СССР, М.—Л.

Кондрацова О. Ф. 1961. Характерные черты температурного режима прибрежных вод Мурмана в 1959 г. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 3 (7).

Лейбсон Р. Г. 1939. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.

Месяцев И. И. 1931. Моллюски Баренцева моря. Тр. Гос. океаногр. инст., т. I, вып. 1.

Петровская М. В. 1962. Многощетинковые черви (*Polychaeta*) Баренцева моря. Автореф. канд. дисс., Л.

Турпаева Е. П. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. VII.

Филатова З. А. 1938. Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря. Тр. Полярн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. 2.

Barnes R. 1964. Tube-building and feeding in the chaetopterid polychaete, *Spiochaetopterus oculatus*. Biol. bull., vol. 127, 3.

Malmgren A. J. 1867. Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. Oefv. K. Vidensk. Acad. Stockholm, vol. 24.

М. В. Пропп

ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА ЛАМИНАРИЙ И ЛИТОТАМНИЯ В ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА

Донные сообщества мягких грунтов открытой части Баренцева моря. Мурманского прибрежья и Кольского залива изучены к настоящему времени довольно полно (Дерюгин, 1915; Броцкая и Зенкевич, 1939; Пергамент, 1957; Милославская, 1958; Зацепин, 1962, и др.). Значительно менее исследованы биоценозы твердых грунтов верхней сублиторали, о которых К. М. Дерюгин (1915) писал: «. . . есть некоторые биоценозы, которые почти не затронуты нашими исследованиями и являются наследием для будущих работников» (стр. 767). Затруднения, связанные с применением драг и дночерпателей на твердых грунтах, и невозможность использовать суда для работы на малых глубинах привели к тому, что в изучении верхней сублиторали Мурмана со времен Дерюгина не произошло серьезных сдвигов. Положение изменилось только в последние годы, когда развитие водолазной техники дало возможность выполнять различные работы на глубинах до 25—45 м и позволило более полно изучать донные сообщества, распространенные и на малых глубинах.

В верхней сублиторали Восточного Мурмана встречаются различные донные сообщества; в данной работе будут рассмотрены лишь наиболее обычные на скальных и каменистых грунтах биоценозы ламинарий и литотамния.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран в 1962—1963 гг. при 200 погружениях под воду, сделанных преимущественно в районе губы Зеленецкой, а также у Айновых островов (Пропп, 1964а) и у острова Харлов. Наблюдения над составом донных сообществ и условиями их существования — глубиной, подводной освещенностью, прибойностью, силой течений и сезонными изменениями в донной флоре и фауне — проводились круглогодично с вынужденным перерывом в декабре из-за постоянных штормов и низкой освещенности. В характерных для района участках (в губе Зеленецкой, у островов Немецкого и Безымянного) на глубинах от 1.5 до 20 м в летние сезоны было выполнено 15 полных количественных сборов, когда с участков дна площадью 1 м^2 собирались все организмы (рис. 1). При этом применялись специальные скребки, позволяющие отделить корку известковых водорослей и ризоиды макрофитов от грунта. Для улавливания подвижных животных, живущих среди водорослей, на растения перед сбором пробы обычно накладывали мешок из газа, но очень часто волнение не давало возможности использовать этот метод. Следует отметить, что между пробами, собранными с применением мешка из газа и без него, не оказалось заметных отличий. Это, вероятно, объясняется тем, что подвижные животные (амфиподы, креветки) при сильном движении воды скрываются среди водорослей и в ризоидах, а поэтому в большом количестве попадают в сборы, сделанные при заметном волнении. Кроме полных, было сделано около 50 выборочных количественных проб, во время которых собирались водоросли (кроме известковых) и жи-

вотные, обитающие на поверхности грунта. На протяжении всего года производились различные качественные сборы, которых было выполнено более 100.

Расселение массовых крупных беспозвоночных, для которых сборы с нескольких участков дна площадью 1 м^2 не могут дать достаточно точных результатов, исследовалось методом визуального учета на 10 участках дна площадью от 20 до 120 м^2 каждый, расположенных в различных местах губы Зеленецкой на глубинах от 3—4 до 32 м (рис. 1). Методика учета, определения среднего веса животных и статистической обработки данных этих наблюдений описана ранее (Пропп, 1964б).

Материалы качественных и количественных сборов обработаны стандартным способом; иногда у массовых крупных беспозвоночных определялся живой вес, который в дальнейшем с помощью коэффициентов, указываемых В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939), переводился в спиртовой. Для крупных водорослей приводится сырой вес, найденный при взвешивании растений после поверхностного обсушивания, для остальных водорослей — вес после фиксации 4%-м формалином.

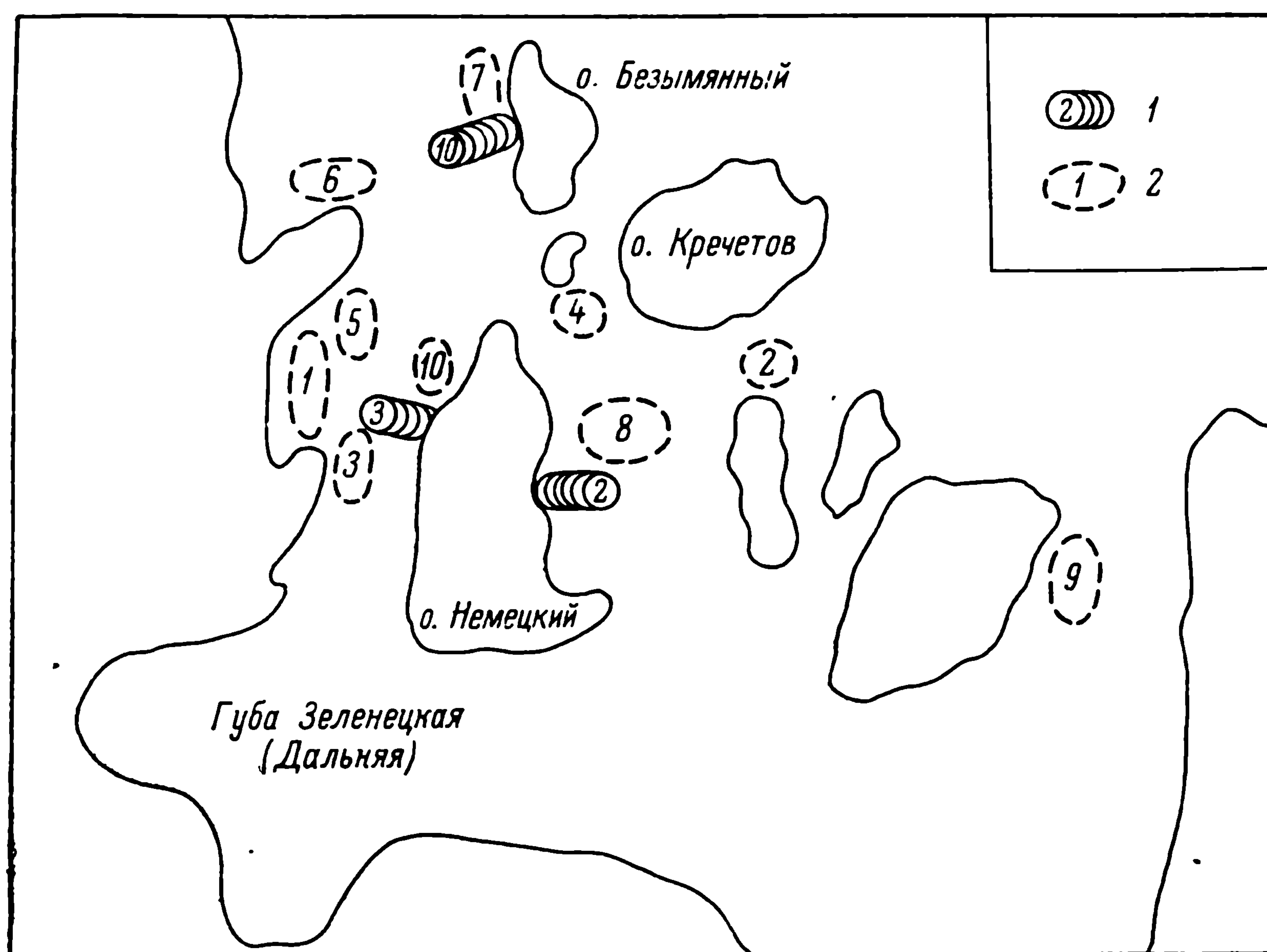


Рис. 1. Схема района исследования.

1 — места сбора количественных проб (*в круге* — количество проб с площадок по 1 м^2); *2* — места учета массовых беспозвоночных.

При обработке материала гидроиды, моллюски и иглокожие определены автором при консультации Д. В. Наумова, Ю. И. Галкина, И. В. Ходкиной. Мшанки определены А. Ф. Пушкиным при консультации М. Г. Гостиловской. Губки обработаны В. М. Колтуном, полихеты — В. Е. Стрельцовым; водоросли определены автором и частично Е. И. Блиновой. Во многих погружениях принимали участие спортсмены-подводники Б. Котлецов, В. Иогансен, С. Аганезов, которые существенно помогли при выполнении ряда подводных работ. Автор считает своим долгом выразить всем этим лицам свою глубокую благодарность.

Наблюдения показали, что для жизни донных биоценозов большое значение имеет выедание донных водорослей и эпифауны морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis*, в связи с чем были поставлены опыты по изменению скорости передвижения этих животных по поверхности грунта. Для этого к 50 морским ежам были прикреплены пластмассовые номера, а на поверхность дна нанесены отметки, позволяющие при измерении укладывать на дно мерную сетку в постоянном положении, так что при наблюдении положение каждого экземпляра можно было установить с точностью до 5 см. Наблюдения начались через 5 дней после мечения животных и проводились на протяжении 20 дней через каждые 120 часов. К сожалению краска, которой были нанесены цифры на номерах, оказалась недостаточно водостойкой и после этого срока опыт пришлось прекратить. По полученным данным была вычислена средняя скорость передвижения животного по поверхности грунта, что дало возможность рассчитать зависимость между численностью морских ежей и интенсивностью выедания донных водорослей.

БИОЦЕНОЗ ЛАМИНАРИЙ

В донных биоценозах ламинарий и литотамния, между которыми находится переходная зона, встречаются главным образом эврибионтные, широко распространенные виды, которые обычны и в различных других сублиторальных сообществах твердых грунтов (Зацепин, 1962); некоторые из этих видов попадаются и на литорали. Списки видов, составляющих все эти донные комплексы, имеют много общего. Вместе с тем количественное соотношение в сообществе водорослей и животных с различным типом питания и частота встречаемости многих видов резко отличают биоценозы ламинарий и литотамния как между собой, так и от других донных сообществ.



Рис. 2. Ризоиды *Laminaria digitata* (ламинарии удалены).

Отдельные сведения по водорослям, входящим в состав биоценоза ламинарий, можно найти в работах по водорослям Баренцева моря (Зинова, 1913—1914) и запасам макрофитов, представляющих промышленный интерес (Киреева и Щапова, 1933; Кузнецов, 1956, и др.). Менее изучена фауна донных сообществ водорослей, количественные данные по которой почти отсутствуют. Можно указать только на работу Е.Ф. Гурьяновой (1922) по ризоидам ламинарий, растущих на отдельных камнях среди илистого грунта в Кольском заливе, и на некоторые работы В. В. Кузнецова (1946а, 1946б, 1947) преимущественно по растительноядным морским беспозвоночным.

Для биоценоза ламинарий характерно значительное преобладание по биомассе бурых водорослей порядка *Laminariales* — *Laminaria saccharina*, *L. digitata*, *Alaria esculenta* над остальными водорослями и животными. В отдельные годы, помимо перечисленных макрофитов, в значительном количестве встречается также *Phyllaria dermatodea*. Этот биоценоз широко распространен в прибрежье Мурмана, окаймляя побережье открытого моря, почти всех губ и заливов и отсутствуя только в кутовых опресненных участках. Внутри губ и заливов биоценоз ламинарий встречается, начиная от нижней границы литорали и до глубины 3—8 м, у берегов открытого моря его нижняя граница опускается в среднем до 10—15 м, а в проливах с сильным течением — до глубины 25—35 м. Имеются отдельные указания (Лагунов, 1961) на нахождение ламинарий на глубине до 60 м, но они, возможно, относятся к мертвым растениям, снесенным с меньших глубин. Обычно у верхней границы распространения этого биоценоза среди водорослей преобладают *L. saccharina* и *Alaria esculenta*, на средних глубинах встречается в основном *L. digitata* и у нижней границы обитает главным образом *Alaria esculenta*. Организмы, встречающиеся в биоценозе ламинарий, по характеру местообитания можно разбить на несколько групп: 1) встречающиеся на поверхности скального грунта;

Таблица 1

Список видов, встреченных в биоценозе ламинарий (виды, имеющие биомассу 0.1 г/м² и более)

Вид	Местообитание				
	на грунте	на ризоидах	внутри ризоидов	на пластине водорослей	в придонной воде
Phaeophyceae					
Laminaria digitata	+	+			
Laminaria saccharina . . .	+				
Alaria esculenta	+	+			
Phyllaria dermatodea . . .	+				
Rhodophyceae					
Lithotamnion sp.	+				
Rhodymenia palmata		+		+	
Ptilota plumosa	+	+			
Phycodris sinuosa	+	+			
Polysiphonia urceolata . . .	+	+			
Spongia					
Halichondria panicea . .		+	+		
Mycale lobata		+	+		
Hydrozoa					
Eudendrium annulatum . .		+			
Sertularella tricuspidata . .		+			
Nemertini					
Lineus gesserensis			+		
Nemertini sp.			+		
Polychaeta					
Eulalia viridis			+		
Lepidonotus squamatus . . .			+		
Harmothoë imbricata . . .			+		
Syllis armillaris			+		
Nereis pelagica			+		
Cirratulus cirratus			+		
Dodecaceria concharum . . .			+		
Thelepus cincinnatus . . .			+		
Potamilla reniformis . . .			+		
Chone infundibuliformis . .			+		
Bhyozoa					
Dendrobeanis murrayans . .	+	+			
Cirripedia					
Balanus balanus	+				
Balanus crenatus		+	+		
Verruca stroemia		+	+		
Amphipoda					
Amphithoë rubricata . . .					
Decapoda					
Hyas araneus	+	+		+	

Вид	Местообитание				
	на грунте	на ризоидах	внутри ризоидов	на пластине водорослей	в придонной воде
Loricata					
Tonicella marmorea	+	+	+		
Tonicella rubra	+	+	+		
Gastropoda					
Puncturella noachina . . .			+		
Acmaea virginea		+	+		
Margarites helicina.				+	
Margarites groenlandica . .	+		+		
Lacuna divaricata				+	
Bivalvia					
Anomia sguamula			+		
Mytilus edulis			+		
Modiolus modiolus			+		
Saxicava arctica			+		
Musculus discors			+		
Echinodermata					
Henricia sp.	+	+	+		
Asterias rubens	+	+	+		
Ophiopholis aculeata			+		
Strongylocentrotus droebachiensis	+	+	+		
Ascidiacea					
Halocyntia pyriformis . . .		+			
Ascidia prunum		+			

2) населяющие наружную часть ризоидов (рис. 2); 3) обитающие в пустотах ризоидов; 4) распространенные главным образом на листовой пластине водорослей; 5) попадающиеся в основном в придонной воде (табл. 1).

Биомасса макрофитов в биоценозе ламинарий заметно меняется в течении воды. Осенние и зимние штормы (октябрь—февраль) сильно разрушают заросли водорослей на глубине до 2—3 м, количество и биомасса растений падает за это время в 2—4 раза. На глубине 5—15 м уничтожается около 20% макрофитов. Приблизительно к концу мая биомасса водорослей почти восстанавливается, так как их рост весной идет очень быстро.

БИОЦЕНОЗ ЛИТОТАМНИЯ

Список видов, свойственных биоценозу литотамния в Кольском заливе, приведен К. М. Дерюгиным (1915), но материалов по биомассе и частоте встречаемости отдельных видов в литературе почти нет. В этом сообществе было взято несколько дночерпателей (Лейбсон, 1939; Зацепин, 1962), но из-за плохой работы этих приборов на твердом грунте отнести полученные данные к определенной площади дна очень затруднительно.

Биоценоз литотамния располагается в исследованном районе на участках с достаточно высокой турбулентностью воды на глубинах от 3—4

до 30—50 м (рис. 3); в отдельных случаях он встречается на меньших глубинах и в литоральных ваннах. Этот биоценоз обычно граничит с сообществом ламинарий и распространен от нижней границы последнего и до максимальных глубин, на которых еще возможно существование донных водорослей. Биоценоз литотамния обычен на скальных и каменистых грунтах и только в проливах с особенно сильными течениями и на участках, отличающихся очень высокой прибойностью, его заменяют сообщества красных водорослей, губок, гидроидов, мшанок и асцидий.

Для биоценоза литотамния характерны следующие особенности.



Рис. 3. Биоценоз литотамния на глубине 8—10 м (подводная фотография).

1) Обильное развитие известковых водорослей, образующих кору, наружный слой которой состоит из живых *Lithothamnion* sp. Внутри кора состоит главным образом из остатков раковин моллюсков и домиков балянусов, сцементированных отмершими известковыми водорослями. Животных, населяющих многочисленные трещины и пустоты в известковой коре, можно отнести к инфауне литотамния (рис. 4).

2) Слабое развитие водорослей и эпифауны на наружной поверхности литотамния.

3) Наличие однообразной, но количественно богатой подвижной фауны поверхности литотамния, более 90% которой по биомассе приходится на морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis.*

В биоценозе литотамния встречено 12 видов водорослей и 66 видов животных, средняя биомасса которых превышает 0.12 г/м² (табл. 2). По характеру обитания эти организмы можно подразделить на несколько групп: 1) встречающиеся на поверхности скального грунта; 2) обитающие на литотамнии; 3) инфауна литотамния; 4) виды, попадающиеся на бурых и красных водорослях (кроме *Lithothamnion* sp.).

Развитие коры известковых водорослей происходит с определенной цикличностью. Развивающаяся инфауна, особенно моллюски *Saxicava arctica*, постепенно разрушает внутренние слои литотамния и в конце





Рис. 4. Биоценоз литотамния, кора известковых водорослей.

1 — наружная поверхность; *2* — внутренняя часть.

Таблица 2

Список видов, встреченных в биоценозе литотамния (виды с биомассой 0.1 г/м² и более)

Вид	Местообитание			
	на грунте	на литотамнии	в литотамнии	на остальных водорослях
Phaeophyceae				
Pylaiella sp.	+	+		
Leptonema fasciculatum	+	+		
Desmarestia aculeata	+	+		
Desmarestia viridis	+	+		
Disctyosiphon sp.	+	+		
Rhodophyceae				
Porphyra abyssicola	+	+		
Lithothamnion sp.	+	+		
Euthora cristata	+	+		
Antithamnion Pylaizei	+	+		
Ptilota pectinata	+	+		
Phycodrys sinuosa	+	+		
Polysiphonia urceolata		+		
Spongia				
Halichondria panicea		+	+	
Haliclona gracilis		+	+	
Hydrozoa				
Sertularella tricuspidata	+	+	+	
Nemertini				
Lineus gesserensis			+	
Nemertini sp.			+	
Polychaeta				
Phylodoce maculata			+	
Eulalia viridis			+	
Lepidonotus squamatus			+	
Eunoë nodosa			+	
Harmothoë imbricata			+	
Syllis fasciata			+	
Syllis armillaris			+	
Castalia punctata			+	
Nereis pelagica			+	
Glycera capitata			+	
Polydora quadrilobata			+	
Cirratulus cirratus			+	
Dodecaceria concharum			+	
Amphitrite cirrata			+	
Thelepus cincinnatus			+	
Terebella hesslei			+	
Potamilla reniformis			+	
Chone infundibuliformis			+	
Chone murmanica			+	
Bryozoa				
Lichenopora sp.		+		
Tricellaria ternata		+		
Dendrobeania murrayana	+	+		

Вид	Местообитание			
	на грунте	на литотамнии	в литотамнии	на остальных водорослях
Cirripedia				
Balanus balanus	+	+		
Balanus crenatus		+		
Verruca stroemia		+		
Isopoda				
Janira maculosa			+	
Amphipoda				
Parapleustes gracilis			+	
Amphithoë rubricata			+	
Caprella linearis				+
Caprella septentrionalis				+
Decapoda				
Pandalus borealis		+	+	
Pagurus pubescens	+	+		
Hyas araneus	+	+		
Loricata				
Tonicella marmorea		+	+	
Tonicella rubra		+	+	
Ischnochiton albus				
Castropoda				
Puncturella noachina		+	+	
Margarites helicina				+
Margarites groenlandica		+	+	
Acmaea testudinalis		+		
Asmaea virginea		+	+	
Littorina saxatilis	+	+		
Cingula aculeus			+	
Buccinum undatum	+	+	+	
Lora pyramidalis		+	+	
Bivalvia				
Anomia squamula			+	
Mytilus edulis			+	
Modiolus modiolus		+	+	
Saxicava arctica			+	
Echinodermata				
Solaster papposus	+	+		
Solaster endeca	+	+	+	
Henricia sanguinolenta	+	+	+	
Henricia sp.			+	
Asterias rubens	+	+	+	
Ophiopholis aculeata			+	
Ophiura robusta			+	
Strongylocentrotus droebachiencis		+	+	
Cucumaria frondosa	+	+		

Вид	Местообитание			
	на грунте	на литотамнии	в литотамнии	на остальных водорослях
Ascidiacea				
Halocyntia pyriformis		+		
Boltenia echinata		+	+	
Ascidia prunum		+		

концов, что особенно заметно при сильных штормах, известковая кора отрывается от поверхности скал и сносится на большие глубины, где постепенно разрушается, давая начало ракушечникам и литотамниевым пескам. Очистившаяся поверхность скал и камней заселяется первоначально главным образом *Balanus balanus*, а затем на поверхности грунта и балянусов вновь начинают развиваться известковые водоросли. Подобный цикл повторяется с промежутком в несколько лет. Толщина известковой коры может очень сильно изменяться в зависимости от длительности ее развития и целого ряда трудно учитываемых факторов; она сильно колеблется в пробах, собранных даже в близких условиях. Количество инфауны также очень изменчиво (от 9.1 до 276.3 г/м^2) и соответствует степени развития известковой коры. В различных пробах меняется и относительное количество животных разных видов, что, вероятно, в значительной степени связано с сукцессиями фауны при развитии коры известковых водорослей.

Биоценоз литотамния особенно характерен для глубин, не превышающих 30—40 м. На бóльших глубинах известковые водоросли перестают образовывать толстую кору, населенную характерной инфауной. Свойственные этому биоценозу растительноядные животные — морской еж (*Strongylocentrotus droebachiensis*), моллюски (*Actaea testudinalis*, *A. virginea*, *Tonicella marmorea*) быстро убывают в числе, а количество эпифауны резко увеличивается. Постепенно биоценоз литотамния переходит в обычные для средних горизонтов сублиторали сообщества эпифауны, подробно рассмотренные В. И. Зацепиным (1962).

ПЕРЕХОДНАЯ ЗОНА

На глубине 3—8 м биоценоз литотамния приобретает ряд особенностей, позволяющих выделить переходную зону, которая связывает биоценозы ламинарий и литотамния. В этой зоне встречаются сравнительно немногие виды, преимущественно обычные в биоценозах ламинарий и литотамния; характерны также диатомовые и зеленые водоросли, обильно развивающиеся весной и летом. Всего в этой зоне встречено 8 видов водорослей и 26 видов животных с биомассой более 0.1 г/м^2 (табл. 3).

Организмы, встречающиеся в переходной зоне, можно разделить на группы: 1) обитающие на грунте; 2) на литотамнии; 3) инфауна литотамния.

Для переходной зоны типичны резко выраженные сезонные изменения флоры и фауны. В конце гидрологического лета (июль—октябрь) в этой зоне скапливается множество (до 200—300 экз./м^2) морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*. Водоросли и эпифауна в это время почти отсутствуют и только в тонкой коре литотамния встречается немногочисленная (до 20 г/м^2) инфауна, состоящая преимущественно из наиболее

Таблица 3

Список видов, встреченных в зоне перехода от биоценоза ламинарий к биоценозу литотамния (виды с биомассой 0.1 г/м² и более)

Вид	Местообитание		
	на грунте	на литотамнии	в литотамнии
Chlorophyceae			
Enteromorpha compressa	+	+	
Monostroma grevillei	+	+	
Monostroma fuscum	+	+	
Chaetomorpha melagonium . . .	+	+	
Phaeophyceae			
Laminaria digitata	+	+	
Alaria esculenta	+	+	
Rhodophyceae			
Lithothamnion sp.	+		
Euthora cristata		+	
Nemertini			
Nemertini sp.			+
Polychaeta			
Eulalia viridis			+
Lepidonotus squamatus			+
Harmothoë imbricata			+
Syllis fasciata			+
Syllis armillaris			+
Nereis pelagica			+
Glycera capitata			+
Dodecaceria conharum			+
Thelepus cincinnatus			+
Potamilla reniformis			+
Chone infundibuli formis . . .			+
Cirripedia			
Balanus balanus	+		
Decapoda			
Pagurus pubescens	+	+	
Loricata			
Tonicella marmorea		+	+
Castropoda			
Margarites helicina			
Margarites groenlandica		+	
Acmaea testudinalis	+	+	+
Buccinum groenlandicum . . .	+	+	+
Bivalvia			
Anomia squamula			+
Mytilus edulis			+
Modiolus modiolus			+
Saxicava arctica			+

Таблица 3 (*продолжение*)

Вид	Местообитание		
	на грунте	на литотамнии	в литотамнии
Echinodermata			
Asterias rubens	+	+	
Ophiopholis aculeata			+
Strongylocentrotus droebachiensis	+	+	

обычных для биоценоза литотамния видов. В ноябре—феврале морские ежи активно откочевывают вглубь, а отчасти смываются зимними штормами. Численность их быстро падает и к концу февраля уменьшается до 2—5 экз./м^2; во многих местах эти животные полностью отсутствуют. Отдельные морские ежи остаются лишь в трещинах скал, под камнями и в других укрытиях. В феврале начинается развитие различных донных диатомовых, затем зеленых водорослей *Chaetomorpha melagonium*, *Monostroma* sp. sp., *Enteromorpha compressa* и рост молоди ламинарий и аларий. Биомасса водорослей в марте—апреле быстро растет и к началу мая в основном за счет *Chaetomorpha melagonium* доходит до 0.6—1.0 кг/м^2. На глубине 8—10 м сезонные изменения начинаются приблизительно на месяц позже и выражены слабее. В мае численность *Strongylocentrotus droebachiensis* в переходной зоне начинает увеличиваться. В это время морские ежи питаются очень интенсивно, вследствие чего количество водорослей в июне начинает уменьшаться, а к началу июля падает до очень низких величин (0.2—0.5 г/м^2).

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФЛОРЫ И ФАУНЫ В ДОННЫХ БИОЦЕНОЗАХ

Как уже было упомянуто, биоценозы ламинарий и литотамния отличаются главным образом не качественным составом флоры и фауны, а количественным соотношением различных групп организмов. Поэтому целесообразно в дальнейшем рассматривать количественное распределение организмов в этих сообществах совместно. В дополнение к собственным материалам для верхней границы биоценоза ламинарий (нижняя граница литорали) нами использованы значения численности и биомассы организмов, приводимые Т. П. Гурьевой (1948), а для биоценоза литотамния на глубине 35—40 м данные В. И. Зацепина (1962). В. И. Зацепин относил количественные данные к весу литотамния; по нашим данным среднее количество литотамния на глубине 25—40 м близко к 0.5 кг/м^2, и результаты, полученные этим автором, соответственно пересчитаны.

Биомасса водорослей закономерно изменяется с глубиной (рис. 5). Она максимальна в среднем горизонте биоценоза ламинарий (около 12—15 кг/м^2), резко падает в переходной зоне, несколько увеличивается в биоценозе литотамния, обычно на глубине 10—15 м, и постепенно снижается при дальнейшем увеличении глубины. С биомассой водорослей связано количество фитофагов, при этом для биоценоза ламинарий характерны растительноядные моллюски *Margarites helicina* и *Lacuna divaricata*; биомасса их невелика (1—3 г/м^2). Такие фитофаги, как морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis* (100—1500 г/м^2), моллюски *Tonicella marmorea* и *T. rubra* (1—10 г/м^2) и имеющие меньшую биомассу *Actaea testudinalis*, *A. virginea*, *Margarites groenlandica* типичны для сообщества

литотамния. *Nereis pelagica* встречается как в том, так и в другом биоценозе и обитает преимущественно в ризоидах макрофитов и в толще литотамния. Кривая зависимости биомассы от глубины для большинства

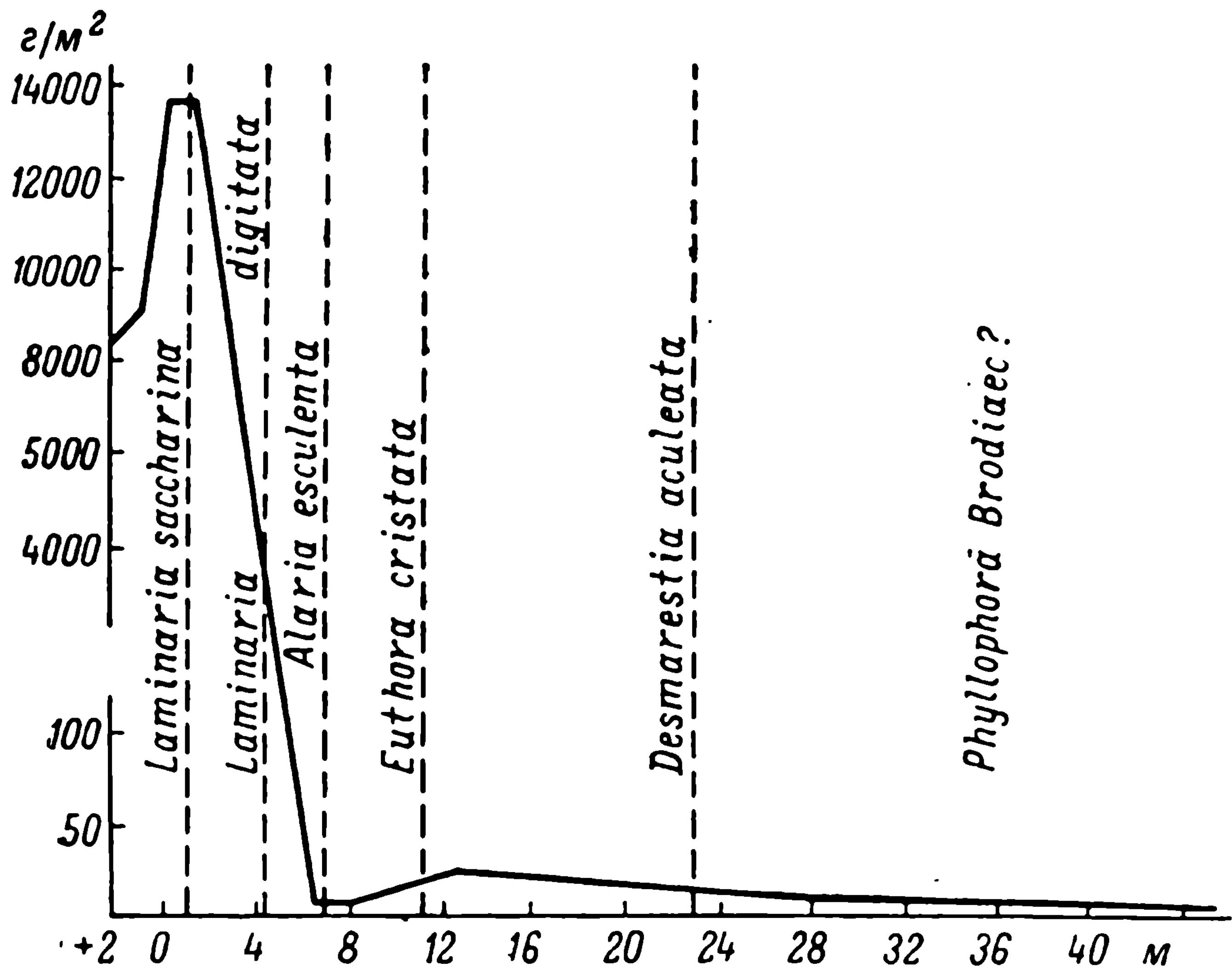


Рис. 5. Распределение водорослей (биомасса, г/м²) в зависимости от глубины (м).

Указаны виды, доминирующие на различных глубинах.

фитофагов имеет форму, противоположную кривой для водорослей (рис. 6—10). Значительное количество фитофагов совпадает с минимальными значениями биомассы водорослей, и это дает основание предполагать, что в биоценозе литотамния важную роль играет выедание водорослей растительноядными животными.

Более 90% биомассы растительноядных животных приходится на морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*. Этот вид очень широко распространен в Баренцевом море (Шорыгин, 1928), но, судя по данным В. А. Броцкой, Л. А. Зенкевича (1939) и В. И. Зацепина (1962), только на малых глубинах и твердом грунте крупные экземпляры этого вида встречаются в большом количестве. При благоприятных условиях биомасса *S. droebachiensis* может достигать огромных величин (до 6.4 кг/м²: Кузнецов и Матвеева, 1948). На глубинах, превышающих нижнюю границу встречаемости водорослей, значительную часть в питании *S. droebachiensis* занимают донные корненожки (Турпаева, 1953).

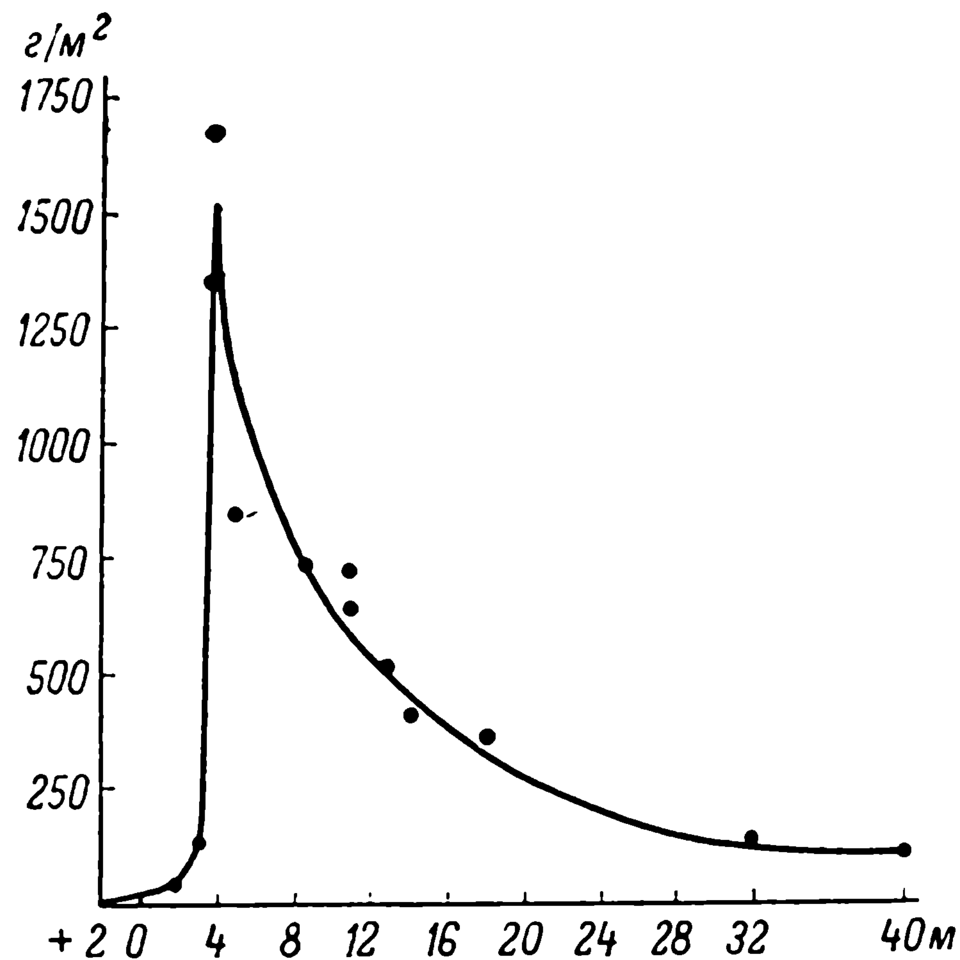


Рис. 6. Распределение *Strongylocentrotus droebachiensis* (биомасса, г/м²) в зависимости от глубины (м).

S. droebachiensis питается преимущественно донными водорослями, соскребая их с грунта, уничтожая при этом и все доступные мелкие орга-

низмы; известковыми водорослями еж питаться не может (Кузнецов, 1946а. и др.; Турпаева, 1953). Питание животного зимой, по нашим наблюдениям, малоинтенсивно: у большинства особей в январе—феврале кишечник был почти пуст; пищей в это время служат водоросли (*Fucus* sp., *Ascophyllum nodosum*, *Laminaria saccharina*), сорванные штормами в литорали и верхней сублиторали на глубинах до 3—4 м и снесенные глубже. Количество остатков водорослей достигает в это время в отдельных сборах до 100 г/м². Интенсивное питание морских ежей начинается в апреле—мае и, несколько ослабевая в сезон размножения (июнь—июль), продолжается приблизительно до ноября.

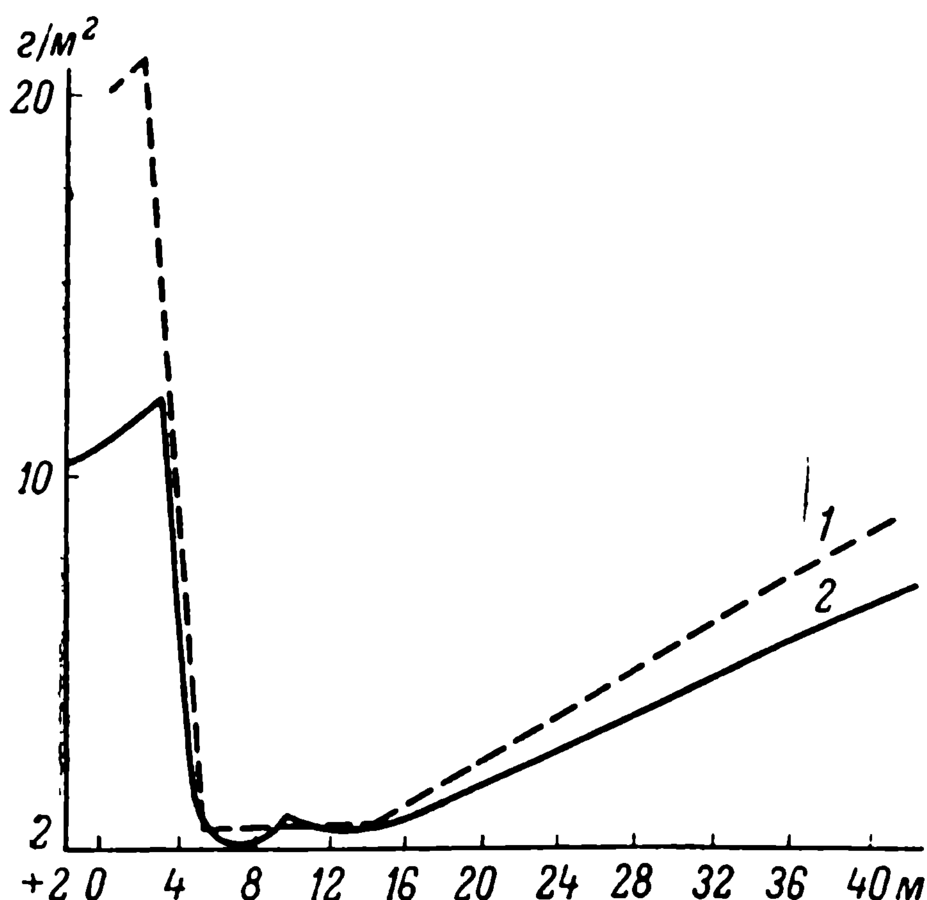


Рис. 7. Распределение эпифауны (биомасса, г/м²) в зависимости от глубины (м).

1 — *Balanus balanus*; *2* — эпифауна без *Balanus balanus*.

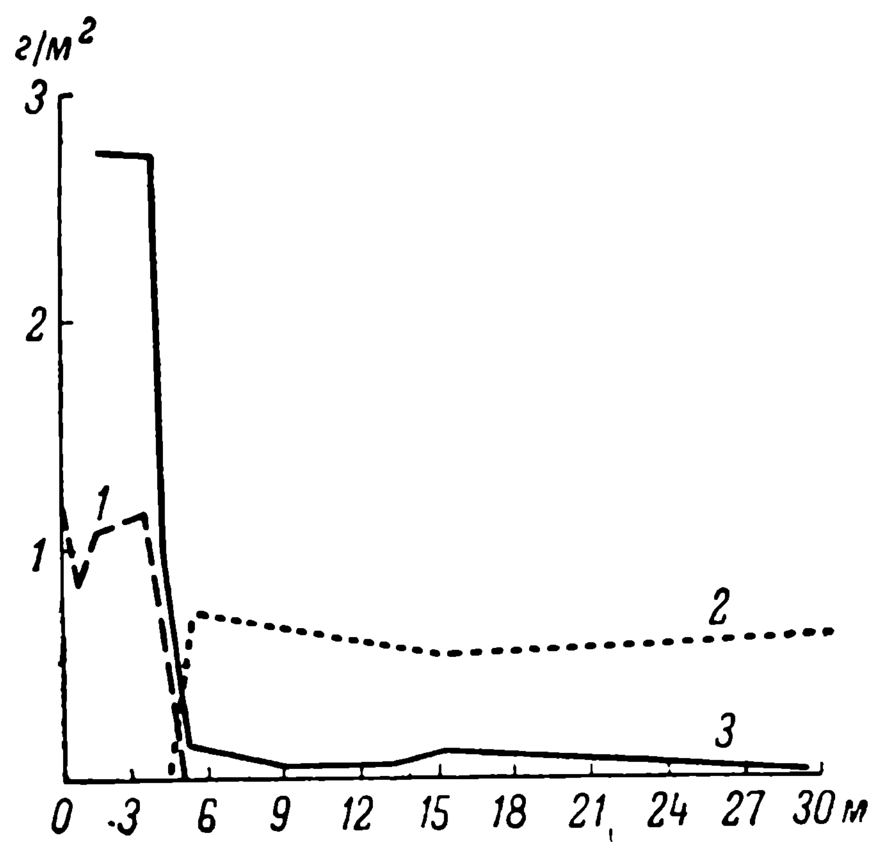


Рис. 8. Распределение растительноядных моллюсков (биомасса, г/м²) в зависимости от глубины (м).

1 — *Lacuna divaricata*; *2* — *Margarites helicina*; *3* — *Margarites groenlandica*.

Зная численность ежей и среднюю интенсивность питания, можно ориентировочно оценить масштабы выедания водорослей и эпифауны популяцией *Strongylocentrotus droebachiensis*, поскольку животное обычно питается при передвижении по поверхности дна и выедание связано со скоростью перемещения. Средняя скорость складывается из быстрого движения, когда морской еж не находит пищи, и медленного перемещения при питании донными водорослями; передвижение сменяется периодами покоя. Некоторые из этих величин можно определить при наблюдениях в аквариумах, как это было сделано Форстером (Forster, 1959) для морского ежа *Echinus esculentus*, близкого к *S. droebachiensis* по биологии, но несколько большего по размерам. Применение найденных подобным способом величин для естественного сообщества связано с различными ошибками, которые почти невозможно учесть. Поэтому средняя скорость передвижения была определена при помощи мечения и оказалась в июле на глубине 5—6 м равной приблизительно 7.5 мм/час. По наблюдениям в природе и в аквариуме, еж очищает при передвижении полосу шириной около 3 см, что соответствует выеданию водорослей и фауны с 2 см² дна за час. Найденная величина очень близка к установленной Форстером (2—3 см²/час) для морского ежа *Echinus esculentus*. Как и можно было ожидать, на основании закономерностей распределения популяции *Strongylocentrotus droebachiensis* (Пропп, 1964б) оказалось, что животное перемещается по поверхности грунта в случайных направлениях. Поэтому,

зная среднюю скорость передвижения, можно приближенно рассчитать интенсивность выедания при различной плотности популяции *S. droebachiensis* на разных глубинах.

Пусть площадь, занимаемая популяцией морского ежа, равна S, количество животных — m, средняя скорость движения — v; передвигаясь, животное уничтожает попадающиеся ему эпифауну и водоросли в полосе шириной b.

Можно считать, что популяция *S. droebachiensis* распределена на поверхности грунта случайно и движение животного не имеет предпочтительных направлений, т. е. морской еж не выбирает активно участки, на которых имеются водоросли и эпифауна.

За малый промежуток времени Δt уничтожаются водоросли и эпифауна на площади $mvb\Delta t$ и остаются нетронутыми на площади $S - mvb\Delta t$. Величины $\frac{mvb\Delta t}{S}$

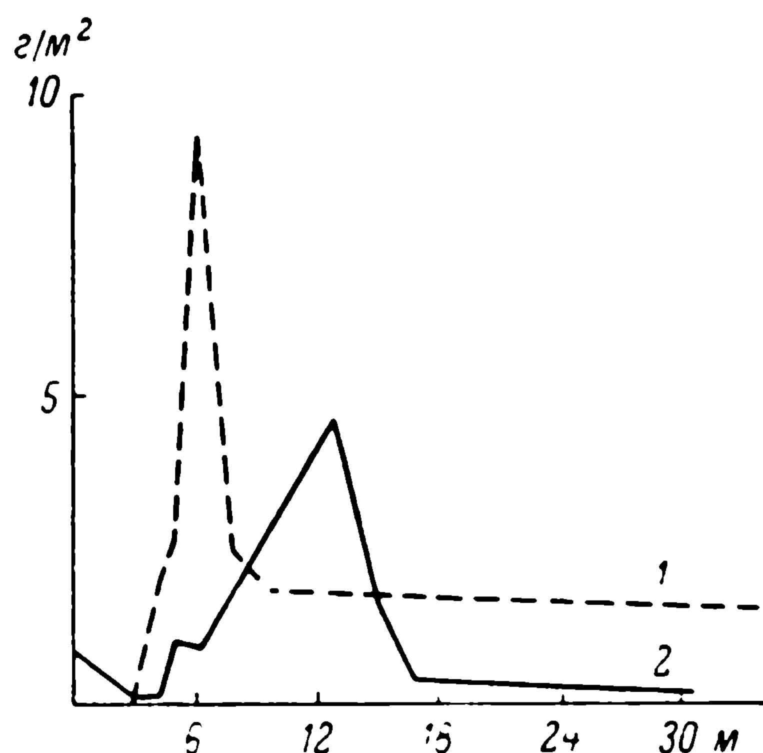


Рис. 9. Распределение растительноядных моллюсков (биомасса, г/м²) в зависимости от глубины (м).

1 — *Tonicella marmorea*+*T. rubra*; 2 — *Acmaea testudinalis*+*A. virginea*.

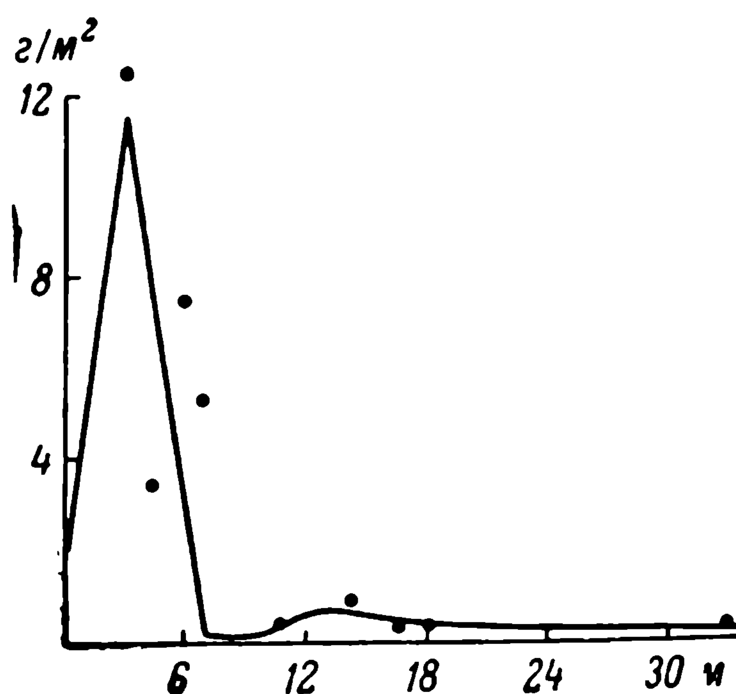


Рис. 10. Распределение *Nereis pelagica* (биомасса, г м²) в зависимости от глубины (м).

и $\frac{S - mvb\Delta t}{S} = 1 - \frac{mvb\Delta t}{S}$, очевидно, являются площадями, соответственно очищенными и нетронутыми, или являются вероятностями для элементарного участка площади быть соответственно очищенными или нетронутыми за время Δt.

За время $T = n\Delta t$, по теореме умножения вероятностей, вероятность для элементарного участка площади быть нетронутым составит $P = \left(1 - \frac{mvb\Delta t}{S}\right)^n$. Эта величина дает долю поверхности грунта, которая за время T не была ни разу очищена от растительности и эпифауны. При $n \to \infty$ $t \to 0$ и, приняв $\frac{mvb}{S} = k$ и $-k\Delta t = \frac{1}{x}$, получаем

$$P = \lim_{\Delta t \to 0}\left[\left(1 - \frac{mvb\Delta t}{S}\right)^{\frac{T}{\Delta t}}\right] = \lim_{x \to -\infty}\left[\left(1 + \frac{1}{x}\right)^{-kTx}\right] = \frac{-mvbT}{eS} = \frac{1}{\frac{mvbT}{eS}}.$$

Величина $\frac{m}{S}$ соответствует плотности популяции на различных глубинах. Подставляя в полученное выражение ранее найденные значения всех параметров и различные интервалы времени, получаем данные, графически представленные на рис. 11.

Очевидно, что на малых глубинах при высокой численности *S. droebachiensis* выедание очень интенсивно, и морские ежи каждые несколько дней соскребают всю растительность (кроме *Lithothamnion* sp.) с поверхности грунта. Существование водорослей и эпифауны со сколько-нибудь

длительным сроком развития в подобных условиях невозможно. Действительно, растительный и животный мир поверхности литотамния крайне беден и представлен либо крупными (*Modiolus modiolus*, *Cucumaria frondosa*), либо ползающими, защищенными раковинами, организмами.

В зоне перехода от биоценоза ламинарий к биоценозу литотамния массовое развитие донных водорослей (*Chaetomorpha melagonium*, *Monostroma grevillei*, *M. fuscum*, *Enteromorpha compressa*) происходит в марте—мае, когда освещенность поверхности дна уже достаточно велика, а численность *Strongylocentrotus droebachiensis* низка. Возрастание численности морских ежей в июне—июле приводит к быстрому исчезновению водорослей.

На глубинах более 15—20 м численность *S. droebachiensis* снижается, интенсивность выедания быстро падает и на части поверхности дна уже может развиться донная растительность и мелкая эпифауна. На глубине 15—25 м отдельные участки дна не очищаются морскими ежами 30—60 и более дней, водоросли и эпифауна покрывают 5—10% площади дна. При увеличении глубины до 30—35 м эта доля возрастает до 15—20%. Распределение эпифауны и водорослей отличается крайней неравномерностью. Такая «пятнистость» в распределении эпифауны вообще характерна для многих сублиторальных сообществ. Так, Драх (Drach, 1960) пишет: «Изучение скальной поверхности в 10 м² часто обнаруживает такую неоднородность и разнообразие населения, которое может поставить в тупик любого исследователя» (стр. 42).

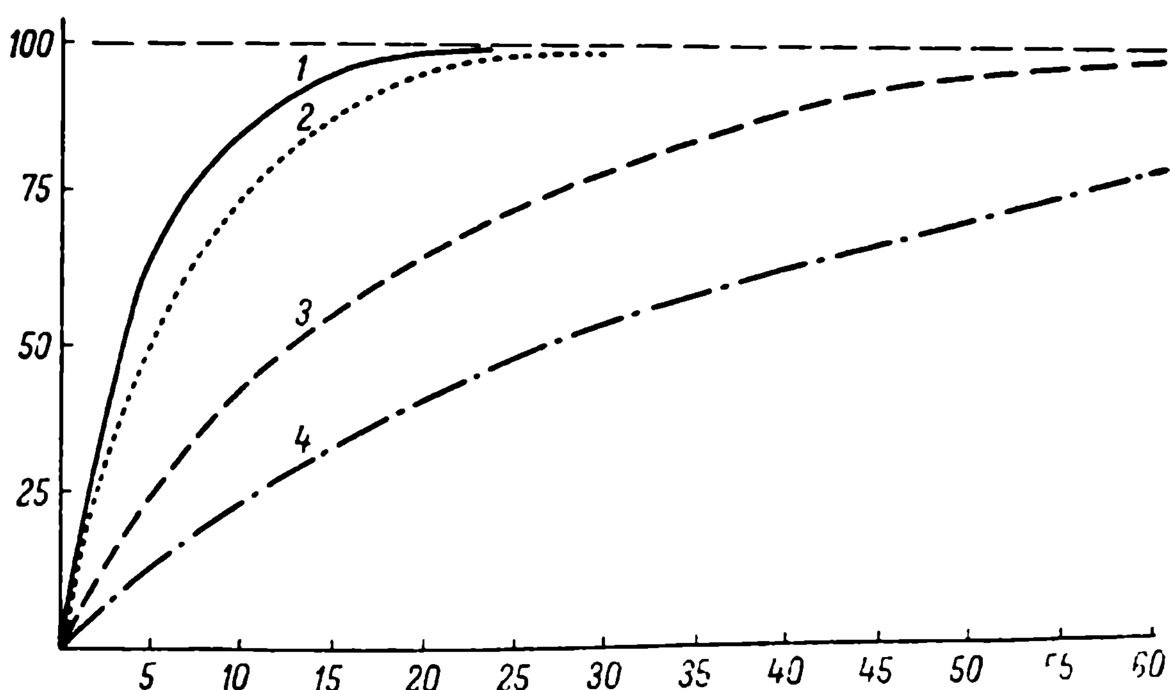


Рис. 11. Зависимость степени выедания донной растительности и эпифауны от численности морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* (экз./м²).

По оси абсцисс — время (дни); *по оси ординат* — поверхность, очищенная от водорослей и эпифауны (%). *1* — 35; *2* — 25; *3* — 15; *4* — 5.

Эта неоднородность в значительной степени объясняется постепенным выеданием эпифауны и заселением очистившейся поверхности преимущественно теми животными и водорослями, личинки и споры которых оседают в это время из планктона на дно. Эпифауна с каждого отдельного участка дна при низкой численности *S. droebachiensis* выедается редко (в среднем раз за несколько недель или месяцев.) Оседание личинок животных разных видов происходит неодновременно, и состав осевшей фауны зависит от времени заселения поверхности скал. Так как морские ежи рассеяны на поверхности грунта случайно, то и поселения животных эпифауны размещены на грунте без всякого порядка. На глубине 50—60 м численность морских ежей снижается до такой величины, при которой выедание уже не играет основной роли в развитии эпифауны и последняя покрывает 0.7—0.8 поверхности грунта.

Основными факторами, определяющими количество водорослей в сообществах ламинарий и литотамния, вероятно, являются освещенность поверхности дна, зависящая от глубины и прозрачности воды, и интенсивность выедания водорослей растительноядными организмами. Другие факторы — прибойность, сила течений, опреснение — выступают на первый план только при наиболее резком отклонении их от средних значе-

ний. Численность растительноядных животных связана с количеством водорослей и интенсивностью роста последних.

Кроме водорослей и фитофагов, в сообществах верхней сублиторали в большом количестве встречаются сестонофаги и детритофаги. Животные, принадлежащие к этим двум трофическим группам, по характеру распределения отличаются от фитофагов.

Сестонофагов и детритофагов, встречающихся в биоценозах ламинарий и литотамния, можно разбить на следующие группы.

1. Крупные, но сравнительно редкие на поверхности грунта организмы эпифауны *Modiolus modiolus* (в среднем до 170 г/м^2) и *Cucumaria frondosa* (до 200 г/м^2). Половозрелые животные этой группы встречаются только в биоценозе литотамния, хотя молодь в большом количестве попадается и в биоценозе ламинарий.

2. Сравнительно мелкая эпифауна поверхности литотамния, ризоидов ламинарий и поверхности твердого грунта.

3. Инфауна литотамния, населяющая также ризоиды макрофитов. К этой группе принадлежат *Saxicava arctica*, *Ophiopholis aculeata*, *Potamilla reniformis*, *Thelepus cincinnatus*, молодь *Modiolus modiolus*, *Mytilus edulus* и около 40 других видов с меньшей биомассой. В среднем биомасса животных этой группы составляет 67.6 г/м^2 в биоценозе ламинарий и 57.1 г/м^2 в биоценозе литотамния. Кроме этих видов, в трещинах и пустотах литотамния и среди ризоидов ламинарий в большом количестве встречается также молодь ряда тех растительноядных и хищных видов (*Strongylocentrotus droebachiensis*, *Tonicella* sp., *Asterias rubens*), взрослые животные которых обитают на поверхности субстрата. Эти участки биотопа выполняют роль своеобразных выводковых камер.

Как показывают результаты учета (табл. 4), количество животных первой группы крайне изменчиво и, по-видимому, связано с глубиной. прибойностью, силой течения, а в конечном счете, вероятно, с количеством

Таблица 4

Численность популяции и биомасса крупных массовых беспозвоночных на различных участках биоценоза литотамния

Вид	Номер участка									
	1	5	9	8	2	3	6	7	4	10
	глубина (м)									
	4	4	5	9	11	11	13	14	18	32
	число площадок									
	120	41	28	31	101	38	35	26	29	23
Strongylocentrotus droebachiensis	34.4 / 1304	39.5 / 1660	26.5 / 795	22.7 / 703	24.0 / 695	24.9 / 591	22.5 / 470	21.2 / 401	16.2 / 361	4.0 / 98
Modiolus modiolus	1.2 / 82	—	0.7 / 40	0.8 / 42	0.6 / 34	0.1 / 6	—	1.8 / 91	2.0 / 112	3.4 / 120
Cucumaria frondosa	0.2 / 48	0.4 / 64	0.25 / 51	0.6 / 88	1.23 / 192	0.08 / 14	—	—	0.3 / 49	0.1 / 16
Asterias rubens	0.20 / 17	0.27 / 26	0.20 / 14	0.19 / 15	0.27 / 28	0.26 / 20	0.26 / 30	0.11 / 8	0.26 / 22	0.35 / 30
Buccinum undatum	0.05 / 2	0.08 / 3	0.06 / 2	0.2 / 7	0.05 / 2	0.1 / 3	0.03 / 1	0.06 / 2	0.06 / 3	0.08 / 3
Hyas araneus	0.04 / 5	0.03 / 2	0.1 / 8	0.06 / 4	0.15 / 10	0.1 / 7	0.1 / 6	0.09 / 6	0.2 / 13	—

Примечание. Числитель — плотность популяции (экз./м^2), знаменатель — биомасса (г/м^2).

и характером сестона в придонной воде и условиями его оседания. Следует отметить, что способ питания *Modiolus modiolus* и *Cucumaria frondosa* различен, и численность этих животных на различных участках дна изменяется независимо.

Количество животных второй группы на малых глубинах изменяется сходно с количеством водорослей (рис. 7), но быстро увеличивается, когда глубина превышает 15—25 м. Это сходство показывает, что на распределении водорослей и эпифауны сказываются общие факторы, связанные с выеданием донной флоры и мелких организмов эпифауны морскими ежами *S. droebachiensis* и, вероятно, другими животными, отнесенными к фитофагам.

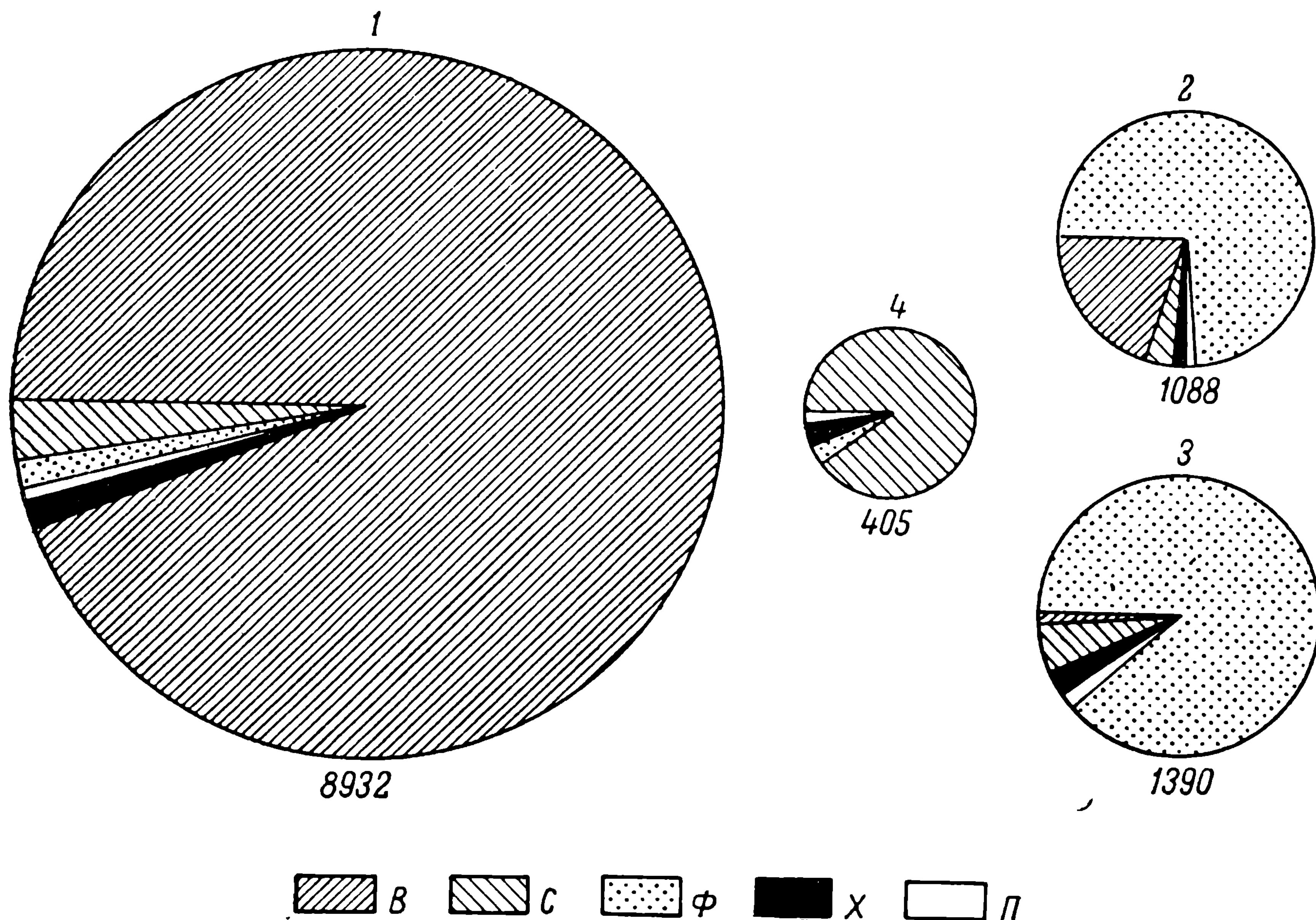


Рис. 12. Состав донных сообществ верхней сублиторали.

Цифры под кругами — биомасса (г/м²); В — водоросли, С — сестонофаги и детритофаги, Ф — фитофаги, Х — хищники и трупоеды, П — прочие. *1* — биоценоз ламинарий; *2* — переходная зона; *3* — биоценоз литотамния; *4* — сообщество *Modiolus modiolus* рассчитано по материалам В. И. Зацепина (1962).

Численность животных третьей группы, по результатам полных количественных сборов, также очень изменчива и зависит в первую очередь от степени развития известковых водорослей или ризоидов макрофитов, т. е. от количества пустот, доступных для заселения. В биоценозе литотамния биомасса животных этой группы в расчете на единицу площади дна колеблется в несколько десятков раз. При расчете на единицу веса известковых водорослей биомасса этих животных более постоянна. Можно отметить, что различные животные этой группы также отличаются по способу питания. Так, *Saxicava arctica* втягивает детрит, осевший на поверхность грунта; *Ophiopholis aculeata* захватывает сестон из придонной воды; *Modiolus modiolus* и *Mytilis edulis* фильтруют воду. Практически все сестонофаги и детритофаги, встречающиеся в биоценозах ламинарий и литотамния, обитают и в сообществах средних горизонтов сублиторали (Зацепин, 1962). Животные, населяющие в биоценозе литотамния трещины и пустоты, в средних горизонтах сублиторали составляют эпифауну (*Potamilla reniformis*, *Thelepus cincinnatus*), а в отдельных случаях переходят в инфауну мягких грунтов (*Saxicava arctica*).

Животных-хищников и трупоедов также можно разбить на две группы. В первую входят те животные, взрослые особи которых населяют поверхность дна (*Asterias rubens*, *Hyas araneus*, *Pagyrus pubescens*, *Solaster papposus*, *Buccinum undatum*). Вторую составляют организмы, входящие в инфауну литотамния и ризоидов макрофитов (*Harmothoë imbricata*, *Lepidonotus squamatus*, *Eunoë nodosa*, *Nemertini* sp.). Животные первой группы распределены довольно равномерно, что, вероятно, связано с их подвижностью (табл. 3). Количество животных второй группы непостоянно и их биомасса изменяется от 0.1 до 10.7 г/м^2 в зависимости от общего количества инфауны. В биомассе животных этой группы обычно преобладает один вид. В среднем биомасса хищников и сапрофагов равна 39.9 г/м^2 в биоценозе ламинарий и 24.4 г/м^2 в биоценозе литотамния.

Соотношение количества водорослей и животных разных трофических групп различно в донных биоценозах ламинарий и литотамния и хорошо отличает эти биоценозы от сообществ средних горизонтов сублиторали (рис. 12). Рисунок показывает, что в верхней сублиторали на твердых грунтах преобладают водоросли и фитофаги, в нижней — сестонофаги и детритофаги.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ

Донные сообщества верхней сублиторали Восточного Мурмана заметно изменяются на протяжении года. Сезонные изменения, затухая, распространяются на глубину до 20—25 м. Не затрагивая вопросов, связанных с размножением водорослей и животных, можно разбить годовой цикл на три биологических сезона. Эти сезоны связаны с изменениями гидрологического режима, в особенности с годовым ходом освещенности дна, сезонными колебаниями содержания сестона в придонной воде и с динамикой выедания донной флоры и эпифауны морскими ежами (рис. 13).

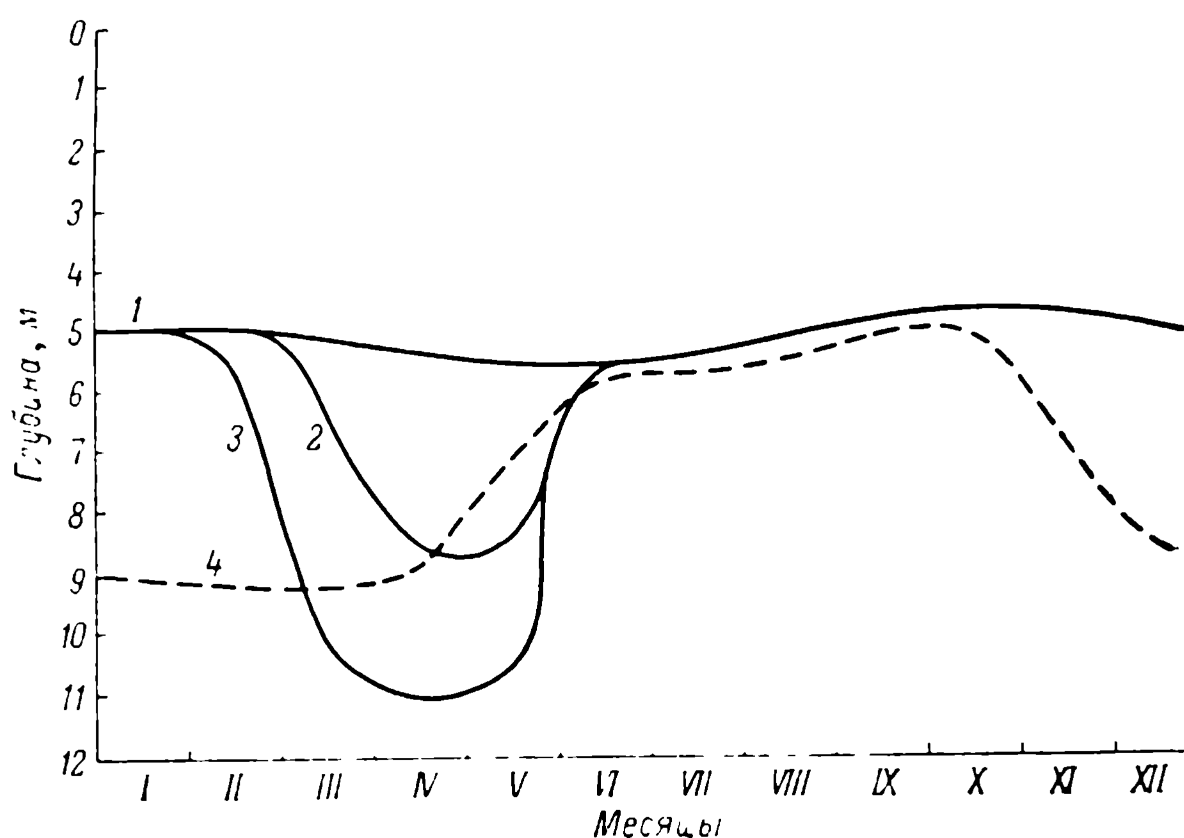


Рис. 13. Сезонные изменения размещения донных сообществ верхней сублиторали.

1 — нижняя граница распространения биоценоза ламинарий и верхняя граница распространения *Chaetomorpha melagonium*, донных диатомовых (массовое развитие) и биоценоза литотамния; *2* — нижняя граница распространения *Ch. melagonium*; *3* — нижняя граница массового развития донных диатомовых; *4* — верхняя граница массового распространения *Strongylocentrotus droebachiensis*.

Отдельные сезоны характеризуются следующими чертами.

1. Биологическая зима — ноябрь—февраль. Рост донных водорослей почти прекращается из-за низкой освещенности дна, и биомасса водорослей в биоценозе ламинарий падает в основном из-за уничтожения растений штормами. Интенсивность питания фитофагов низка, и питание обеспечивается растительным детритом, снесенным в сублитораль с литорали и верхних горизонтов сублиторали. Численность *Strongylocentrotus droebachiensis* в верхней части биоценоза литотамния (в зоне перехода к биоценозу ламинарий) снижается. Выедание донных водорослей и эпифауны

незначительно. Питание сестонофагов и детритофагов почти прекращается, так как содержание сестона в воде очень низко.

2. Биологическая весна — март—май. Начинается бурный рост водорослей, и биомасса их (преимущественно *Chaetomorpha melagonium*) в переходной зоне достигает 0.5—1.0 кг/м². Возобновляется питание фитофагов и сестофагов. Образование органического вещества весной преобладает над потреблением, и к концу сезона количество водорослей в биоценозе литотамния максимально.

3. Биологическое лето — осень (июнь—октябрь). Численность *S. droebachiensis* в верхней части биоценоза литотамния и переходной зоне увеличивается. Усиление выедания донных водорослей приводит к постепенному исчезновению характерных особенностей переходной зоны. К концу сезона морские ежи начинают питаться ламинариями и уничтожают часть водорослей у нижней границы этого биоценоза. Граница между сообществами несколько смещается вверх (рис. 13). В биоценозе ламинарий биомасса водорослей в этом сезоне незначительно увеличивается, но в биоценозе литотамния потребление органического вещества преобладает над продукцией, и к концу сезона биомасса водорослей снижается.

Помимо сезонных, существуют и многолетние изменения в качественном и количественном составе донных биоценозов верхней сублиторали. Так, количество молоди *Modiolus modiolus* в 1963 г. было в 5—10 раз выше, чем в 1962 г. Биомасса водорослей в различные годы также может отличаться в 2—3 раза, а некоторые из них встречаются в заметном количестве лишь в немногие годы. Например, биомасса *Phyllaria dermatodea* в 1960 и 1963 гг. достигала на отдельных участках 10—12 кг/м², в то время как в другие годы с трудом можно было обнаружить немногочисленные растения. Приведенные значения численности биомассы, положения границ между сообществами получены в 1962—1963 гг. преимущественно на небольшом, но достаточно типичном участке губы Зеленецкой. Вполне вероятно, что эти величины в другие сезоны или в других местах Мурманского прибрежья будут несколько отличаться от найденных, но можно полагать, что эти изменения не будут затрагивать основных характеристик донных сообществ верхней сублиторали.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ДОННЫХ БИОЦЕНОЗОВ ЛАМИНАРИЙ И ЛИТОТАМНИЯ

По продуктивности донные биоценозы ламинарий и литотамния отличаются один от другого. Для биоценоза ламинарий характерны заросли многолетних водорослей и можно, по Л. А. Зенкевичу (1951) и Пересу (Pérès, 1961), принять значение $\frac{P}{B}$ коэффициента равным приближенно 0.5. По данным других авторов, этот коэффициент выше и может достигать 1.0 (Кузнецов, 1946а, 1947, 1956). Годовая продукция органического вещества на квадратный метр биоценоза ламинарий составит при $\frac{P}{B}$ 0.5 около 3—4 кг в сыром весе. Потребление этого органического вещества можно оценить, зная численность растительноядных организмов (главным образом *Margarites helicina* и *Lacuna divaricata*) и интенсивность их питания. Такая оценка дает величину порядка нескольких сот граммов, максимум одного килограмма на квадратный метр. Таким образом, в биоценозе ламинарий продуцирование органического вещества в несколько раз превышает его потребление.

Максимальную оценку продуктивности макроскопических донных водорослей в биоценозе литотамния можно получить, исходя из биомассы водорослей у верхней границы этого биоценоза. Так как почти все водо-

росли уничтожаются к осени, можно принять, что годовая продукция водорослей несколько превосходит максимальную биомассу, наблюдаемую весной, и составляет 1—2 кг/м². На глубине около 15 м годовая продукция составляет лишь незначительную часть этой величины. Продуктивность донных диатомовых оценить трудно, но она, по-видимому, сравнительно невелика. Количество органического вещества, образуемого *Lithothamnion* sp., также не входит в эту оценку. *Lithothamnion* sp. донными животными не используется, и величина годовой продукции этой водоросли мала из-за низкого содержания органического вещества в известковых водорослях и относительно медленного роста.

Более 80% биомассы животных в биоценозе литотамния приходится на морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*; потребление можно определить, зная плотность популяции и темп роста этого животного и принимая кормовой коэффициент, определенный В. В. Кузнецовым (1946а). Можно также использовать материалы по питанию близких видов морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus* (Lasker a. Giese, 1954) и *S. intermedius* (Ackaschi, 1962). Разные способы расчета дают сходные величины потребления растительного вещества — около 2—4 кг/м² за год при численности ежей 30 экз./м². Таким образом, в биоценозе литотамния потребление приблизительно в 2 раза превосходит продукцию; дефицит органического вещества покрывается за счет сноса в сублитораль растительного детрита.

Изучение биоценозов ламинарий и литотамния представляет интерес не только в рамках исследования донных сообществ Баренцева моря, так как сообщества, экологически сходные с этими биоценозами Мурманского прибрежья, широко распространены в мировом океане. Перес (Pérès, 1961) выделяет зоны ламинарий, которые обычны в бореальной, тихоокеанско-бореальной и нотальной областях. Известны многочисленные сообщества известковых водорослей, в которых часто встречаются растительноядные морские ежи или другие фитофаги. Так, в Хардангерфиорде (Норвегия) глубже зарослей различных водорослей расположены участки, занятые известковыми водорослями *Lithothamnion* sp. и плотной популяцией морских ежей *Echinus esculentus* (Jorde, Klaverstad, 1963). Подобные сообщества встречаются и у берегов Англии (Moor, 1958; Forster, 1959). В Средиземном море обычны известковые водоросли *Lithophillum* sp., морские ежи *Arbacia lixula* и *Paracentrotus lividus*. Сходные виды были найдены у берегов Южной Африки и Мексики (Pérès, 1961). Различные виды рода *Strongylocentrotus* широко распространены в бассейне Тихого океана, где часто встречаются и сообщества известковых водорослей. Число подобных примеров можно значительно увеличить. Возможно, что факторы, связанные с выеданием донных водорослей и фауны, имеют большое значение в развитии многих донных сообществ известковых водорослей.

ВЫВОДЫ

1. В прибрежье Мурмана на твердых грунтах широко распространены донные сообщества ламинарий и литотамния. В биоценозе ламинарий биомассу более 0.1 г/м² имеют 9 видов растений и 40 видов животных, в биоценозе литотамния — соответственно 12 и 66 видов. Биомасса растений в биоценозе ламинарий составляет в среднем 7—8 кг/м², а животных — 370 г/м²; в биоценозе литотамния биомасса соответственно равна 13 (без *Lithothamnion* sp.) и 1600 г/м².

2. Биоценозы верхней сублиторали отличаются от сообществ средних и нижних горизонтов сублиторали значительной ролью донной растительности и преобладанием в биомассе животных растительноядных видов.

3. Биоценозы ламинарий и литотамния связаны переходной зоной, в которой наблюдаются выраженные сезонные изменения. Весной в этой зоне развиваются различные водоросли (главным образом *Chaetomorpha melagonium*) с общей биомассой до 1 кг/м^2. Летом и осенью водоросли практически нацело выедаются морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis*, количество которых к октябрю достигает 70—100 экз./м^2.

4. Для биоценоза литотамния характерно преобладание морских ежей *S. droebachiensis* (до 80—90% общей биомассы животных). Выедание донной растительности и эпифауны популяцией *S. droebachiensis* очень интенсивно на малых глубинах, но численность *S. droebachiensis* быстро падает с увеличением глубины, и на глубинах более 50 м выедание не имеет существенного значения.

5. Количество водорослей и растительноядных животных зависит от факторов, связанных с глубиной. Для инфауны литотамния, обитающей в пустотах и трещинах коры известковых водорослей, существен размер и количество пустот, а для сестонофагов, живущих на поверхности грунта, одним из определяющих факторов служит турбулентность придонной воды.

6. В биоценозе ламинарий образование органического вещества многократно превышает потребление растительноядными организмами. Для биоценоза литотамния характерно преобладание потребления органического вещества фитофагами над продуцированием его донными водорослями.

ЛИТЕРАТУРА

Броцкая В. А. и Л. А. Зенкевич. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.

Гурьева Т. П. 1948. Качественная и количественная характеристика литорального населения каменистой фации в губе Дальнезеленецкой (Восточный Мурман). Тр. Мурманск. биол. ст., т. I.

Гурьянова Е. Ф. 1922. Биоценоз ламинарий Кольского залива. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., т. 53, вып. 2.

Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. имп. Академии наук, физ.-матем. отд., сер. XIII, т. XXXIV, № 1.

Зацепин В. И. 1962. Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского прибрежья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики, ч. I. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. XII.

Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I. Изд. «Советская наука», М.

Зинова Е. С. 1913—1914. Водоросли Мурмана, II. Бурые водоросли. Тр. Петрогр. общ. естествоисп., т. XIV—XV, отд. ботаники, № 4.

Киреева М. С. и Т. Ф. Щапова. 1933. Отчет о стационарных работах по изучению иодных водорослей. Тр. Гос. океаногр. инст., т. III, вып. 3.

Кузнецов В. В. 1946а. Питание и рост растениеядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.

Кузнецов В. В. 1946б. О некоторых особенностях экологии и роста *Laminaria digitata* (L.) Lamour. ДАН СССР, т. LIV, № 6.

Кузнецов В. В. 1947. Популяции некоторых массовых видов морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Зоол. журн., т. XXVI, вып. 2.

Кузнецов В. В. 1956. Рост прибрежных морских макрофитов и потребление ими питательных веществ в Баренцевом и Белом морях. Ботан. журн., т. 41, № 4.

Кузнецов В. В. и Т. А. Матвеева. 1948. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. I.

Лагунов И. И. 1961. Опыт подводных наблюдений посредством гидростата в Баренцевом море. Бюлл. океаногр. комисс. АН СССР, № 8.

Лейбсон Р. Г. 1939. Количественный учет донной фауны Мотовского залива. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. IV.

Милославский Н. М. 1958. Особенности размещения бентоса и возможности его использования тресковыми рыбами на Восточном Мурмане. В сб.: Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана, Изд. АН СССР, М.—Л.

Пергамент Т. С. 1957. Распределение бентоса в прибрежной зоне Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. III.

Пропп М. В. 1964а. Верхняя сублитораль западного Мурмана у Айновых островов. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 5 (9).
Пропп М. В. 1964б. Применение статистических оценок в изучении экологии донных беспозвоночных. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып 6 (10).
Турпаева Е. П. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. VII.
Шорыгин А. А. 1928. Иглокожие Баренцева моря. Тр. Морск. науч. инст., т. III, вып. 4.
Ackaschi N. 1962. The investigation of biology of sea urchin. 4. The food consumption of *Strongylocentrotus intermedius*. Japan. Ecol. Soc., vol. 47.
Drach P. 1960. Perspectives in the study of bentic fauna of the continental shelf. In: Perspectives in Marine Biology. Univers. California Press, Berkeley a. Los Angeles.
Forster G. R. 1959. The ecology of *Echinus esculentus* L. Quantative distribution and rate of feeding. J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 38, № 2.
Gislèn T. 1930. The epibiosis of the Gulmar fiord. Prt. II. Kristianbergs Zool. St., vol. IV.
Jorde L., N. Klaverstad. 1963. The natural history of the Hardangerfiord. 4. The bentic algal vegetation. Sarsia. vol. 9.
Lasker R. and A. C. Giese. 1954. Nutrition of the urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Biol. Bull., vol. 106, № 3.
Moor H. B. 1958. Marine ecology. London—New York.
Pérès J. M. 1961. Oceanographie biologique et biologie marine. T. 1. Press. univers. de France, Paris.

В. Е. Стрельцов

БИОЛОГИЯ ПИТАНИЯ ПЛОТОЯДНОГО МНОГОЩЕТИНКОВОГО ЧЕРВЯ HARMOTHOË IMBRICATA (L.) В ДАЛЬНЕЗЕЛЕНЕЦКОЙ ГУБЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Вопросы питания донных морских беспозвоночных занимали многих исследователей. За последние полтора-два десятилетия внимание к ним усилилось в связи с развитием трофологических воззрений на распределение морских донных сообществ (Турпаева, 1954, 1957; Соколова, 1956а, 1960; Нейман, 1963; Соколова и Нейман, 1965). Однако целый ряд бентических животных с этой точки зрения исследован еще неудовлетворительно или не изучен совсем. В частности, это относится к многочисленной, играющей большую роль в донных биоценозах и питании рыб группе многощетинковых червей. Если *Ampharetidae*, *Terebellidae* и еще несколько семейств, включающих в себя в основном потребителей деструцированного органического материала, нашли своих исследователей (Dales, 1955; Драголи, 1961, и др.), то хищные *Polychaeta*, составляющие большую часть класса (Ливанов, 1940), до сих пор являются в этом отношении неизученными. Имеются только очень немногочисленные сведения о составе пищи небольшого количества видов этих широко распространенных и входящих в большинство биоценозов животных. Данных по биологии их питания в литературе еще меньше. Изучение этого вопроса должно пролить свет на роль пищевых связей в жизни морских донных биоценозов.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Harmothoë imbricata — вид очень широко распространенный. Он встречается от Шпицбергена до Чукотского моря; в Тихом океане самые южные точки, где этот вид найден, — Желтое море и южная Калифорния; в Атлантическом океане — Средиземное, Черное и Азовское моря.

В Баренцевом море *H. imbricata* распространен повсеместно от литорали до глубин порядка 350 м. Наибольшей численности популяции этого вида достигают в южной части моря на глубинах до 100 м.[1] *H. imbricata* живет преимущественно на плотных песчаных и каменистых грунтах, но обнаружен и на илистых. Встречен в диапазоне температур от —1.9 до +7.6° С, соленостей от 30.05 до 34.79‰ и при содержании кислорода в воде от 82.6 до 96.4%.[2]

[1] М. В. Петровская. Канд. дисс., 1960.

[2] Использованы данные, полученные во время 8-го рейса э/с ММБИ «Профессор Дерюгин» (1959 г.), а также литературные материалы (Гурьянова и Ушаков, 1929).

Следует отметить, что в гидробиологической литературе даются обычно значительно заниженные данные по численности и биомассе *H. imbricata*. На литорали и в сублиторали Баренцева моря черви этого вида обитают под камнями, в полостях литотамния и других подобных укрытиях, очень редко появляясь на открытых местах, подходящих для взятия дночерпательных проб. В драги и тралы *H. imbricata* попадаются поэтому значительно чаще, чем в дночерпатели. По материалам, собранным сотрудником Мурманского морского биологического института А. Ф. Пушкиным в Чешской губе (октябрь 1964 г.), этот вид встречен в 48% всех траловых проб; в дночерпательных пробах процент его встречаемости на тех же станциях гораздо ниже — 32%. Вполне возможно, однако, что различные баренцевоморские популяции *H. imbricata* занимают разные биотопы. В Японском море, например, по устному сообщению сотрудницы Зоологического института АН СССР Г. Н. Бужинской, черви этого вида в заливе Посьет обитают также в друзах мидий и модиол, на слоевищах саргассов и листьях *Zostera* и *Phyllospadix*.

Каменистая литораль и сублитораль Дальнезеленецкой губы Баренцева моря, расположенной на побережье Восточного Мурмана, являются местообитанием довольно многочисленной популяции *H. imbricata*. Численность ее изучена только для сублиторальных сообществ и достигает 93 экз./м^2, а по литературным данным — даже 238 экз./м^2 (Кузнецов и Матвеева, 1948). Такая плотная популяция найдена в сообществе литотамния [3] в сравнительно затишных местах, где литотамний покрывает отдельные камни. В частях сублиторали, более подверженных действию волн, где литотамний сплошной коркой покрывает крутые подводные скалы, численность *H. imbricata* несколько ниже — до 37 экз./м^2. В сообществе ламинарий черви этого вида встречены в количестве до 15 экз./м^2 только в ризоидах; на ризоидах и талломах они практически отсутствуют. Такая количественная характеристика получена на материале, собранном водолазами-аквалангистами, что следует учитывать при сравнении с данными дночерпательных сборов. В сублиторали Дальнезеленецкой губы *H. imbricata* населяет в основном полости литотамния, встречаясь, кроме того, в ходах, проделанных другими животными среди ризоидов ламинарий, в пустых раковинах моллюсков и домиках балянусов.

На каменистой литорали количественных сборов не производилось, но популяция *H. imbricata* и здесь, бесспорно, довольно многочисленна: за час 2 человека во время отлива собирали до 300 экземпляров этого вида. Здесь черви обитают под камнями и между камнями в этажах (*Rhodimenia palmata*, *Fucus serratus* и *Laminaria saccharina*; Гурьева, 1948). Нижняя граница этажа *Ascophyllum nodosum* является верхней границей распространения *H. imbricata* на литорали. В Шельпинской губе, расположенной несколькими километрами восточнее Дальнезеленецкой, *H. imbricata* обитают в полосе литорали шириной всего около 1 м на боковой поверхности крупных камней, покрытых водорослями *Acrosyphonia*, *Pilaiella*, *Monostroma*, *Dyctiosyphon*, *Porphira*. Необходимо указать, что приведенные данные по литорали относятся к июлю—сентябрю 1964 г.

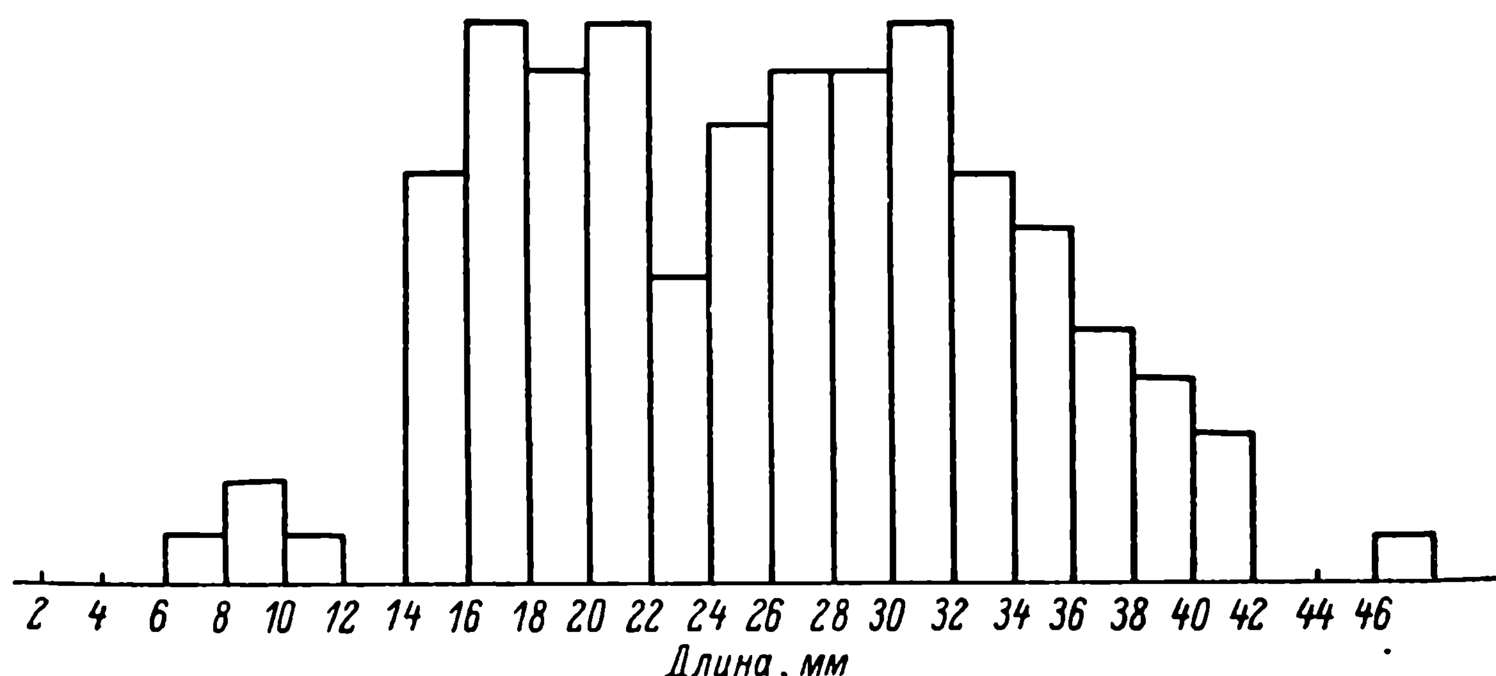
Популяция *H. imbricata* состоит из червей, относящихся к четырем размерным группам (см. рисунок), так что можно предположить четырехлетнюю продолжительность жизни. Аналогичные данные получены в результате анализа более многочисленных случайных выборок, взятых из разных мест литорали в разное время. Интересен тот факт, что в сублиторали обнаружена генерация только последних двух лет, а на литорали генерация последнего года, наоборот, почти отсутствует. Последнее можно объяснить только возрастной миграцией *H. imbricata*, если согласиться

---

[3] М. В. Пропп, см. статью в наст. сб.

с тем, что верхнесублиторальные и литоральные черви относятся к одной популяции. Полости в литотамнии и ходы в ризоидах ламинарий служат хорошим убежищем для молодых *H. imbricata*. Подросшие черви мигрируют на литораль в поисках лучших условий откорма.

На основании изучения сроков размножения и планктонных стадий *H. imbricata* Баренцева моря некоторые авторы (Милейковский, 1959;



Распределение размерных групп *Harmothoë imbricata* на литорали Дальнезеленецкой губы 25 сентября 1964 г. (118 экз.).

Петровская, 1960) пришли к выводу, что этот вид имеет очень непродолжительный сезон размножения. В связи с этим отдельные генерации должны очень четко отличаться по размерам одна от другой. Полученные данные (см. рисунок), а также факты нахождения в июне червей длиной 4—5 мм [4] заставляют признать необходимость более глубокого анализа процесса размножения *H. imbricata* и предположить возможность существования на Восточном Мурмане зимнего или весеннего развития без пелагической стадии, помимо обычного — летнего. Отсутствие пелагической стадии у *H. imbricata* отмечает Торсон (Thorson, 1936) для побережья Северной Гренландии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Питание литоральных *H. imbricata* исследовалось у червей, выловленных во время отлива 25 сентября 1964 г. между островами Сухим и Жилым в губе Дальнезеленецкой (136 экз.). Червей доставляли живыми в аквариальную института, где их рассаживали в чашки Петри или Коха с морской водой той же температуры, при которой они были пойманы, причем в каждый сосуд помещались животные приблизительно одного размера. Выделенные за 24 часа фекалии взвешивали на торзионных весах, фиксировали формалином и потом обрабатывали визуальным методом (Турпаева, 1953; Смирнов, 1959). Для выяснения ряда специальных вопросов было исследовано питание 14 экземпляров, выловленных 29 сентября в том же месте во время начавшегося прилива с применением легководолазного снаряжения. Эти черви были рассажены по одному; фекалии собирали через определенные промежутки времени до полного опорожнения пищеварительных трактов червей и рассматривали немедленно. Оказалось, что за 24 часа 91% червей выделяет все остатки пищи, содержавшиеся в кишечнике. Максимальное время прохождения пищи через кишечник — 30 часов. После полного опорожнения кишечника фекалии продолжают выделяться еще некоторое время, но содержат не остатки пищи, а зернистые образования, видимо, идентичные «сферулам», найденным в полостях дивертикул кишечника *Aphrodite aculeata* L. (Fordham, 1925 : 57, pl. VII, fig. 55, XII). Кроме того, были собраны фекалии 14 экземпляров *H. imbricata*, выловленных в сублиторали с глубины 10 м у о. Безымянного. Таким образом, всего исследовано 164 экземпляра *H. imbricata*.

---

[4] По данным М. В. Петровской (1960), размножение *H. imbricata* в районе Дальнезеленецкой губы происходит в середине июня; личинки длиной 1—1.5 мм встречены только в августе.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ

Качественный состав пищи *H. imbricata* известен только в общих чертах. Блевод (Blegvad, 1915) изучил содержимое кишечных трактов 17 экземпляров из 5 местообитаний и нашел, что их пища состоит из: 1) мелких ракообразных, таких как *Gammaridae*, *Cumacea* и т. д., 2) мелких офиур, 3) многощетинковых червей, таких как *Polynoinae* и *Stylarioides*, 4) гастропод, 5) губок, 6) гидроидов.

Общий характер пищи *H. imbricata* в Дальнезеленецкой губе (табл. 1) совпадает с данными Блевода. К ним удалось, однако, прибавить несколько групп пищевых организмов: *Foraminifera*, *Nematodes*, *Oligochaeta*, *Bryozoa*, *Harpacticoida*, *Ostracoda*, *Pantopoda*, *Halacaridae*, *Chironomidae*, *Bivalvia*. Остатков офиур в фекалиях не встречено.

Таблица 1

Общий состав пищи *H. imbricata* (L.) в Дальнезеленецкой губе Баренцева моря (сентябрь 1964 г.)

Состав пищи	Вес (%)	Частота встречаемости (%)
Amphipoda	65.6	87.5
Algae	18.2	83.3
Bryozoa	4.1	12.5
Polychaeta	3.0	50.0
Pantopoda	2.5	8.4
Harpacticoida	2.1	50.0
Halacaridae	1.0	41.7
Bivalvia	0.8	33.3
Gastropoda	0.8	41.7
Ostracoda	0.7	45.8
Hydrozoa	0.8 (в сумме для *Hydrozoa* — *Nematodes*)	29.2
Foraminifera		20.8
Oligochaeta		8.4
Spongia		8.4
Chironomidae		4.2
Isopoda		4.2
Nematodes		4.2

Бокоплавы являются основной пищей *H. imbricata*. Чаще всего встречаются в фекалиях остатки *Amphithoë rubricata* (Montagu). Этот рачок в среднем составляет 50.6% от веса всей пищи, хотя не образует массовых поселений в районе Восточного Мурмана (Кузнецов, 1964). *Gammarus* sp. в пище *H. imbricata* встречается гораздо реже и поэтому, несмотря на больший вес съеденных экземпляров, составляет только 15%, т. е. примерно в 3.5 раза меньше, чем предыдущий вид. Оба вида бокоплавов питаются водорослями, а *Amphithoë rubricata*, кроме того, строит домики из живых нитчаток и из обрывков водорослей. Съедаемые вместе с ними *Pilaiella* и *Acrosyphonia* составляют большую часть растительного материала в фекалиях *H. imbricata* и значительно повышают его весовой процент в пище.

Мшанки встречаются преимущественно в самых крупных червях и представлены в основном *Eucratea loricata* (L.). Остатки мшанок составляют, правда редко, иногда основу всего содержимого фекалий.

Каннибализм свойствен многим водным животным. У *H. imbricata* он проявляется, однако, в очень интересной форме: черви нападают не на молодь своего вида, а на особей, равных им по размеру. В фекалиях встречаются обычно 1—3 параподии (подсчитано по количеству ацикул), но ни разу не встречены челюсти. В аквариуме неоднократно удавалось наблюдать нападение одного червя на другого. Выворачивая глотку, один из них буквально «вцепляется» в тело другого. Последний немедленно разрывается поперек (автотомирует?), и передняя его половина остается невредимой. На литорали попадаются *H. imbricata* с регенерировавшим задним концом. Нападение спереди обычно кончается неудачей, так как у *H. imbricata* очень хорошо выражена «реакция испуга» — резкое движение назад при малейшем прикосновении к нему или даже при постукивании по аквариуму.

Кроме особей своего вида, жертвами *H. imbricata*, особенно мелких экземпляров, часто становятся *Fabricia sabella* (Ehrenberg), мелкие черви, строящие мягкие трубки. Несколько реже встречаются *Nainereis quadri-*

cuspida (Fabricius) и совсем редко — *Syllis armillaris* (O. F. Müller) и молодь *Nereis pelagica* (L.).

Pantopoda (*Nimphon?*) встречается редко и только у самых крупных экземпляров. *Harpacticoida* поедаются червями всех размеров вместе с водорослями и встречаются в фекалиях в большом количестве. Таким же путем, т. е. вместе с водорослями, заглатываются клещики, малощетинковые черви, фораминиферы, мелкие изоподы и нематоды.

Особый интерес представляют ракушковые рачки, двустворчатые моллюски и гастроподы. Последняя группа у Блевода (Blegvad, 1915) входит даже в список основных форм, служащих пищей *H. imbricata*. Составляя в содержимом фекалий 2.3% по весу, эти животные не перевариваются в кишечнике. *Cythere lutea* O. F. Müller, *Loxoconcha impressa* (Baird), молодь *Lacuna* sp. и *Margarites* sp., а также другие *Ostracoda* и мелкие *Bivalvia* проходят сквозь пищеварительный тракт червя живыми, что удавалось наблюдать неоднократно. В одной из фекальных колбасок под ее оболочкой была обнаружена кладка гастроподы, в которой уже достаточно развившиеся моллюски оживленно двигались.

Таблица 2

Состав пищи *Harmothoë imbricata* (L.) разного возраста в Дальнезеленецкой губе Баренцева моря (сентябрь 1964 г.)

Состав пищи	Вес (%)	
	генерация 1962 г.	генерация 1963 г.
Amphithoë rubricata	55.6	19.5
Gammarus sp.	16.2	—
Algae	10.0	14.6
Bryozoa	6.0	—
Pantopoda	3.7	—
Harpacticoida	2.2	19.5
Nainereis quadricuspida	1.0	—
Gastropoda	1.0	—
Halacaridae	0.9	7.4
Ostracoda	0.8	2.4
Bivalvia	0.7	1.2
Harmothoë imbricata	0.4	6.2
Hydrozoa	0.3	1.2
Fabricia sabella	0.3	19.5
Oligochaeta	0.2	—
Spongia	0.2	1.2
Foraminifera	0.2	1.2
Nereis pelagica	0.2	—
Chironomidae	0.1	—
Isopoda	—	4.9
Nematodes	—	1.2

Следует указать на возрастные отличия в питании *H. imbricata* (табл. 2). Если крупные черви генерации 1962 г. питаются в основном бокоплавами и охотятся иногда даже на довольно крупных гаммарусов и *Pantopoda*, то в рационе более мелких червей (1963 г.) значительное место занимают *Fabricia sabella* и, видимо, избирательно поедаемые *Harpacticoida*. Как это ни странно, мелкие черви более склонны к каннибализму, чем крупные. В пище червей генерации 1962 г. особи своего вида занимают по весу 0.4%, 1963 г. — 6.2%. В фекалиях, собранных у 14 экземпляров генерации 1964 г., также встречаются параподии *H. imbricata*. Этот факт подтверждается и поведением червей разного размера при их совместном содержании в неволе.

По составу пищи *H. imbricata* видно, что этот червь питается в основном малоподвижными, живущими в домиках, животными. Наблюдения в аквариуме показали, что *H. imbricata* очень быстро реагирует на появление пищи (ткани мидии) и ползет к ней. Однако прежде чем вывернуть глотку и схватить добычу, червь несколько секунд исследует ее щупиками. За это время любое более или менее подвижное животное успевает избегнуть опасности. Не исключена возможность периодического захвата *H. imbricata* водорослей с их фауной мшанок, харпактицид, водяных клещиков и т. д. Случаев наличия в кишечнике *H. imbricata* грунта, как это описывается для других видов *Polynoinae* М. Н. Соколовой (1956б), обнаружить не удалось.

Создается впечатление, что *H. imbricata* является как бы переходной формой между такими хищниками, как глубоководные *Laetmatonice pro-*

ducta var. *wyvilley* McIntosh, сублиторальные *Eunoë nodosa* (M. Sars), *Harmothoë rarispina* (M. Sars) (Соколова, 1956б), и «всеядными» *Nereis pelagica* (L.) (Беклемишев, 1953). Последнее подтверждается проведенным подсчетом соотношения количества червей с остатками пищи и с пустыми кишечниками. По данным М. Н. Соколовой (1956б), хищных многощетинковых червей с остатками пищи было от 13 до 18% всех вскрытых червей. *H. imbricata* (13 экз.) дает гораздо большее число — 77%. Особи *N. pelagica* с пустыми кишечниками, по нашим наблюдениям, встречаются еще реже.

H. imbricata служит пищей многим бентосоядным рыбам, крабам, ракам-отшельникам, плотоядным гастроподам, морским звездам и актиниям (Blegvad, 1915). Таким образом, этот вид в прибрежье Восточного Мурмана является промежуточным пищевым звеном между крупными хищными беспозвоночными и бентосоядными рыбами, с одной стороны, и фитофагами, ведущими скрытый образ жизни, являясь поэтому относительно мало доступными, с другой. Этим определяется экологическая ниша *H. imbricata*.

Группа донных животных, обычно объединяемая названием «хищники» (Турпаева, 1953), состоит из видов, занимающих самые различные экологические ниши. Для установления закономерностей распределения представителей этой группы и их влияния на донные биоценозы необходимо детальное ее изучение с целью создания естественной трофологической системы плотоядных донных беспозвоночных, подобно тому как это сделано для детритофагов.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев К. В. 1953. Очерк по биологии питания некоторых нереид. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. V.

Гурьева Т. П. 1948. Качественная и количественная характеристика литорального населения каменистой фации в губе Дальнезеленецкой (Восточный Мурман). Тр. Мурманск. биол. ст., т. I.

Гурьянова Е. Ф. и П. В. Ушаков. 1929. Литораль Восточного Мурмана. Исслед. морей СССР, вып. 10.

Драголи А. Л. 1961. Об особенностях питания черноморской полихеты *Melinna palmata* Grube. ДАН СССР, т. 138, № 4.

Кузнецов В. В. 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. Изд. «Наука», М.—Л.

Кузнецов В. В. и Т. А. Матвеева. 1948. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. I.

Ливанов Н. А. 1940. Руководство по зоологии, т. 2. Изд. АН СССР, М.—Л.

Милейковский С. А. 1959. Размножение и личиночное развитие полихеты *Harmothoë imbricata* L. в Баренцевом и других морях. ДАН СССР, т. 128, № 2.

Нейман А. А. 1963. Количественное распределение бентоса и кормовая база донных рыб восточной части Берингова моря. Тр. Всесоюзн. н.-иссл. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., т. 48.

Петровская М. В. 1960. К экологии многощетинковых червей Восточного Мурмана и некоторые данные о периодах их размножения и личиночных формах. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 1 (5).

Смирнов Н. Н. 1959. О приближенном количественном исследовании пищи водных беспозвоночных при вскрытии. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.

Соколова М. Н. 1956а. О закономерностях распределения глубоководного бентоса. Влияние макрорельефа и распределения взвеси на пищевые группировки донных беспозвоночных. ДАН СССР, т. 110, № 4.

Соколова М. Н. 1956б. Питание глубоководного бентоса. ДАН СССР, т. 110, № 6.

Соколова М. Н. 1960. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. 34.

Соколова М. Н. и А. А. Нейман. 1965. Трофические группировки донной фауны и закономерности их распределения в океане. В сб.: Вопросы гидробиологии, Тезисы докл. на I съезде Всес. гидробиол. общ., изд. «Наука», М.

Турпаева Е. П. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. VII.

Турпаева Е. П. 1954. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. XI.
Турпаева Е. П. 1957. Пищевые взаимоотношения между доминирующими видами в морских донных биоценозах. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. XX.
Blegvad H. 1915. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rept. Danish. Biol. St. vol. XXII.
Dales R. P. 1955. Feeding and digestion in terebellid polychaetes. J. Marine Biol. Assoc. U. K., vol. 34, № 1.
Fordham M. G. C. 1925. *Aphrodite aculeata*. Mem. Liverp. Marine Biol. Com., № XXVII.
Thorson G. 1936. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas. Medd. Grønland, vol. 100, № 6.

Т.А. Матвеева

БИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА BUCCINUM НА ВОСТОЧНОМ МУРМАНЕ

Род *Buccinum* (семейство *Buccinidae*) по своему широкому распространению, большому качественному разнообразию и значительной численности занимает одно из главных мест среди морских моллюсков. В прибрежных водах Восточного Мурмана в числе обитающих там видов наиболее часто встречаются два: *Buccinum undatum* L. и *B. groenlandicum* Chemnitz. По сравнению с другими видами брюхоногих моллюсков, живущих на литорали, оба эти вида обладают самой крупной раковиной. Тело их служит пищей многим морским животным — крабам, рыбам, птицам, а пустые раковины широко используются в качестве домика массовым видом раков-отшельников *Pagurus pubescens*, причем взрослые особи предпочитают раковины *Buccinum undatum*, а молодые поселяются в более мелких раковинах *B. groenlandicum*. В Северной Атлантике *B. undatum* относится к числу промысловых видов; в водах Англии, Франции и Дании его добывают в больших количествах, употребляя в пищу и в качестве наживки для ловли рыбы (Petersen, 1911; Dakin, 1912; Havinga, 1929; Иванов, 1955, и др.). Все это позволяет считать названные виды заслуживающими внимания не только со стороны ученых, но и практиков рыбного хозяйства. Изучение их биологии может дать интересный материал, вскрывающий ряд закономерностей жизненных процессов этих видов, и послужить основой для научного обоснования их искусственного разведения и акклиматизации.

Несмотря на широкое распространение трубачей (*Buccinum*) и легкость получения материала для наблюдений, достаточно полных работ по биологии этих видов в литературе нет. Разрозненные данные по срокам размножения, характеру кладок и особенностям эмбрионольного развития имеются в работах, выполненных главным образом для видов, обитающих в прибрежных европейских водах (Korn a. Daniellsen, 1853; Lubbock, 1860; Dons, 1913; Portmann, 1925, 1926; Ушаков, 1925; Havinga, 1929; Pelseneer, 1935; Ankel, 1936; Lebour, 1937; Thorson, 1946; Кузнецов и Матвеева, 1948; Кузнецов, 1960; Allen, 1962). Все эти работы не дают полной картины жизненного цикла букцинид; отрывочность приведенных данных, различие в целях и методах исследования делают даже эти немногие сведения мало сравнимыми.

Настоящая работа целиком основана на материале, полученном в результате систематических круглогодичных наблюдений за жизнью *B. undatum* и *B. groenlandicum* в 1949—1951 гг. на Восточном Мурмане в районе губы Дальнезеленецкой и на Белом море в районе Кандалакшского и Онежского заливов. За время работы биологическому анализу (определе-

нию размеров особи, возраста, пола, состоянию гонад) были подвергнуты 1885 особей *B. undatum* и 1566 — *B. groenlandicum*. Кроме того, проводились наблюдения в аквариумах и садках за ростом и питанием букцинид.

BUCCINUM UNDATUM (L.)

Географическое распространение. Широко распространен и образует массовые поселения в Северной Атлантике. Встречается у юго-западных берегов Гренландии, Исландии, в Северном и Балтийском морях, в прибрежных водах Дании, Англии и Франции. На севере обычен в заливах Норвегии, в водах Мурманского побережья и на мелководьях Белого моря. Северо-восточная граница его распространения проходит восточнее Белого моря.

Местообитание и численность. На Восточном Мурмане букцинум поселяется в сублиторали и на литорали илисто-песчанистых пляжей, не подвергающихся постоянному сильному опреснению. Животное здесь обитает при температуре воды от —1.5 до +12° и солености 28.73—34.0 $^0/_{00}$. На Белом море и в ряде мест Северного моря вид обитает и при более низких соленостях — 20—24$^0/_{00}$ (Ankel, 1936). На Белом море типичная форма *B. undatum* встречается редко, большая часть поселений представлена вариететом *B. undatum* var. *parvulum*, отличающимся меньшими размерами и более тонкостенной раковиной. Последний обитает в условиях резких суточных и сезонных колебаний температур при значительном заилении и пониженной солености.

Численность букцинум на Восточном Мурмане невелика, постоянных, больших скоплений он нигде не образует. В течение года количество их на литорали колеблется от 1 до 12 особей, а биомасса — от 10 до 132 г/м^2. Незначительную плотность поселения этого вида отмечают для Кольского залива В. И. Зацепин, Л. А. Зенкевич и З. А. Филатова (1948). По их данным, на некоторых участках литорали *B. undatum* встречается в летний период в количестве меньше одной особи на 1 м^2.

Небольшие плотности поселений на литорали следует отнести за счет особенностей жизни этого вида. Букцинум никогда не образуют постоянных поселений, они подвижны и способны совершать значительные перемещения, расползаясь по дну или собираясь вместе в виде кратковременных скоплений (пищевых, нерестовых). Все это затрудняет учет, а применение обычных количественных рамок не всегда дает правильную характеристику их численности. Нам пришлось судить об изменениях плотности поселения этого вида на основании данных, полученных путем ежемесячных сборов на постоянных площадках наблюдений. Такие сборы позволили достаточно хорошо проследить сезонные колебания в количестве моллюсков, обитающих на литорали в течение 1950—1951 гг. (табл. 1).

Приведенные материалы показывают сравнительно большое количество моллюсков, встречающихся с апреля по октябрь. Резкое сокращение численности особей наблюдается с момента сильного похолодания в ноябре; к январю все моллюски покидают литораль.

Появление их на литорали в значительной мере зависит от гидрометеорологических условий года: чем мягче зима, выше температуры воздуха и воды, тем раньше появляются букцинум. Зима 1949/50 г. была сравнительно теплой и моллюски появились на пляжах уже в конце марта. Зима 1950/51 г. была затяжной, холодной, температура воздуха в марте была почти в два раза ниже, чем в предшествующем году; ледяной припай держался в закрытых участках литорали долго. Моллюски в этом году появились на литорали крайне поздно; впервые единичные *B. undatum* встречались в конце апреля, в нижнем отделе пляжа, и до июня количество их было незначительным.

Таблица 1

Сезонные колебания численности *Buccinum undatum* на литорали в 1950—1951 гг. (экз./м²)

Место наблюдения	Месяцы													
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV
Восточный Мурман, бухта Оскара, песчанистый пляж, закрытый участок	20	42	42	54	33	30	55	39	7	9	0	0	0	Единично
Там же, Дальний пляж, илисто-песчанистый пляж, полузакрытый участок	0	9	8	12	35	23	35	40	0	22	0	0	0	Единично
Среднемесячная температура (°С)	—3.8	1.2	2.8	6.1	+6.7	11.4	7.4	4.7	—2.8	—2.9	—8.7	—8.9	—6.1	0.8

Таким образом, одним из основных факторов, лимитирующих возможность существования *B. undatum* на литорали в течение зимы, являются низкие температуры воды и главным образом воздуха, действию которых подвергается букцинум во время отлива. Способность совершать значительные вертикальные миграции определяет жизненный цикл букцинум и служит одним из приспособительных свойств у этого бореального вида к неблагоприятным условиям севера.

На Белом море букцинумы поселяются главным образом в верхней части сублиторали на глубине от 8 до 50 м. Весь полученный беломорский материал добывался путем вылова моллюсков с помощью ловушки на приманку из рыбы или мяса. Наибольшее количество букцинум, попадающих в ловушку за 1 сутки, получено в Онежском заливе на глубине 8—10 м, и лишь незначительная часть поймана в Кандалакшском и Двинском заливах. Основная масса полученных букцинум относятся к вариетету *B. undatum* var. *parvulum*. Только в северной части Онежского залива (о. Жижгин, Соловецкие о-ва) и на побережье у деревни Лямицы встретилась типичная форма.

Количество *Buccinum undatum*, попавших в ловушку за 1 сутки в разных местах обитания в Белом море в 1950 г. (в экз.), следующее:

Кандалакшский залив,
губа Падан 25
Двинский залив,
мыс Полтоминка . . . 43
Карельский берег,
Губа Гридино:
о. Вольостров . . . 7
Гуреек 50
Сальница 29

Онежский залив:
о. Жижгин . . . . . 2+
Соловецкие о-ва . . 31+
о. Б. Жужмуй . . . 11
о. Шоглы 25
дер. Лямицы . . . . 32+
дер. Пушлахта . . . 1
о. Кондостров . . . . 163+
о. Березовец . . . . 9+
о. Бережной 19
Кузовские о-ва . . . 20
губа Колежма 78
о. Разостров 53

В прибрежных водах Восточного Мурмана на глубине от 5 до 50 м встречаются поселения *B. udnatum*, постоянно живущие в сублиторали. Особи таких популяций, по-видимому, не поднимаются на литораль даже в летнее время и хорошо идут в ловушки с мая по ноябрь (табл. 2).

Таблица 2

Количество *Buccinum undatum*, попавших в ловушку за 1 сутки на Восточном Мурмане в 1951 г. (в экз.)

Место наблюдения	Месяцы								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Губа Дальнезеленецкая (глубина 5 м)	0	9	45	38	12	12	0	0	0
Губа Ярнышная (глубина 25 м) .	—	—	0	11	54	—	—	5	0

В зимнее время букцинум в ловушку не попадается. Очевидно, эта пауза не является случайной, а связана с уменьшением у моллюска общей биологической активности: прекращением роста, питания, передвижения.

Наблюдения за поведением животных в аквариуме показали, что в течение февраля и марта букцинум не питаются, несмотря на имеющуюся пищу, и только с апреля моллюски начинают выедать мягкие части мидий и объедать таллом зеленой водоросли *Monostroma*.

Питание. Вопросами питания *B. undatum* интересовались многие исследователи. Некоторые из них считали букцинум хищниками, поедающими с помощью хобота двустворчатых моллюсков и крабов, другие (Dakin, 1912; Flattely a. Walton, 1922; Gowanloch a. Hayes, 1926; Pelseneer, 1935; Иванов, 1955, и др.) относили букцинум к некрофагам. Почти все ученые указывали на то, что *B. undatum* охотно нападает на рыбу, попавшую в сеть. Петерсен (Petersen, 1911) в специальной работе разбирает этот вопрос с точки зрения вреда для рыбного хозяйства. По его данным, букцинум приносят значительный ущерб рыбному промыслу камбалы в датских водах.

B. undatum обладает широким спектром питания. Он может нападать на живых моллюсков и питаться отмершими животными. Вскрытие желудков и наблюдения за питанием в природных условиях позволили установить, что основной пищей букцинум на Восточном Мурмане служат мидии. На мелких *M. edulis* букцинум нападает активно: он наползает на них, захватывает ногой и при помощи сокращения мускула давит раковину, выедая содержимое с помощью хобота. Подобный же способ нападения на жертву указан у рода *Busycon* из семейства *Golodidae*, близкого родственному *Buccinum* (Magalhaes, 1948). Но чаще всего букцинум поедают различную падаль; обычно на литорали это отмершие мидии, крабы и другие животные.

Способ питания *B. undatum* во многом определяет его поведение. Отсутствие в губах Восточного Мурмана сублиторальных поселений мидий заставляет его в поисках пищи подниматься на литораль, где на небольших площадях концентрируются огромные количества животных. Колебания своеобразных условий существования на литорали изменяют и характер жизнедеятельности. Обычно живущие при постоянном погружении букцинум приспосабливаются к амфибийным условиям жизни, хотя полного перехода на литораль у них не происходит. Под действием низких зимних температур воды и воздуха моллюски снова опускаются в сублитораль, переживая там неблагоприятное время года.

В о з р а с т и с к о р о с т ь р о с т а. Определение возраста у видов рода *Buccinum* представляет значительные трудности, так как на раковине моллюсков нет заметных колец нарастания, которые можно было бы считать за годовые. У *B. undatum* и *B. groenlandicum* возраст определялся по крышечке, на поверхности которой заметны линии нарастания, расположенные концентрически. Правильность определения контролировалась путем анализа размерного состава популяций и наблюдением за ростом отдельных особей в садках.

B. undatum относится к числу многолетних видов. Продолжительность его жизни на Восточном Мурмане достигает 10—12 лет. Характер возрастного состава популяции у *B. undatum* определяется двумя различными моментами: во-первых, раздельным существованием молоди и взрослых и, во-вторых, различной степенью возрастной элиминации, свойственной каждой отдельной популяции.

Незначительное число особей молодого возраста характерно для всех участков поселений. Моллюски в возрасте до трех лет, живущие в сублиторали или в самом нижнем отделе литорали, обнажаются только в большие отливы и в общих сборах попадаются редко и в незначительных количествах (табл. 3).

В условиях закрытых и полузакрытых участков илисто-песчанистых пляжей Восточного Мурмана в популяции присутствуют все возрастные группы. Однако количество различных возрастов распределено таким образом, что основную массу составляют моллюски от 5 до 8 лет, т. е. взрослые половозрелые, наиболее активные особи. Уменьшение числа половозрелых букцинум происходит равномерно, затухая к 12 годам.

На Белом море в северной части Онежского залива характер возрастного состава сходен с мурманским. В этих местах встречаются поселения типичной формы *B. undatum*, близких по своей экологии и биологии с мурманскими. Так же как и на Восточном Мурмане, моллюски живут до 12 лет, обладают крупной раковиной и сравнительно большой скоростью роста. В Кандалакшском и Двинском заливах, в местах обитания карликовой формы *B. undatum* var. *parvulum*, возрастной состав существенно меняется, продолжительность жизни сокращается до 7 лет, а отмирание взрослых букцинум происходит значительно раньше и более интенсивно, чем на Мурмане. В результате размеры раковин резко уменьшаются, что связано не только с общим сокращением срока жизни, но и с различием в скорости роста, определяемой конкретными условиями жизни каждой отдельной популяции.

Рост раковины у букцинум после зимней остановки начинается в мае. Растущий край наружной губы в первое время недостаточно насыщен известью и бывает довольно тонким и хрупким. Периостракум, покрывающий его, выглядит ярким, хорошо заметным на фоне старой раковины. Первыми всегда начинают рост молодые, неполовозрелые особи На Восточном Мурмане рост вышедших из кладок моллюсков наблюдался в садках. Молодь *B. undatum* ежемесячно промерялась, составлялся график размеров. Как видно из рис. 1, у большинства моллюсков в сентябре размеры последнего завитка были равны 1.6 мм; в октябре средние размеры увеличились до 2.5 мм, и вершина кривой передвинулась вправо, в ноябре размеры раковин уже равнялись 2.8 мм. Таким образом, за два месяца наблюдений молодь выросла в среднем на 1.2 мм.

Отмирание молоди наиболее интенсивно происходит в первый месяц жизни моллюска. Даже в условиях садка при достаточном количестве пищи и полном отсутствии хищников моллюски отмирают в таком количестве, что к концу 2-го месяца их остается не более 20% от общего числа помещенных в опыт.

Таблица 3

Возрастной состав популяции *Buccinum undatum* в различных местах обитания (%; возраст определен у 442 особей)

Место наблюдения	Возраст (лет)											
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
Баренцево море												
Песчанистый пляж, закрытый участок	1.0	2.1	6.4	11.8	15.0	18.7	17.2	12.2	6.4	5.7	2.5	1.0
Илисто-песчанистый пляж, полузакрытый участок	5.0	1.7	7.2	8.3	16.0	20.7	17.0	13.0	5.5	2.7	1.8	1.1
Каменистая литораль, открытый участок	—	—	—	4.5	6.8	15.9	4.5	18.4	20.4	27.8	4.5	2.3
Белое море												
Онежский залив; каменистая россыпь, полузакрытый берег .	—	—	0	2.9	8.9	8.9	14.5	26.5	15.0	14.5	5.9	2.9
Песчанистый пляж, слегка заиленный песок на глубине 20 см	—	1.4	2.8	16.8	9.8	15.4	18.8	14.0	12.6	8.4	—	—
Сублитораль, гравий, песок	—	6.6	6.7	13.3	40.2	26.6	6.7	—	—	—	—	—
Двинский залив; сублитораль, глубина 8—9 м	—	—	2.4	9.0	53.0	26.6	9.0	—	—	—	—	—
Кандалакшский залив; сублитораль, глубина 20 м, заиленный песок	—	8.0	8.0	40.0	32.0	12.0	—	—	—	—	—	—

Наиболее интенсивно растут молодые моллюски от 1 до 4 лет, максимальный прирост их составляет 6.3—9.5 мм, и к концу первого года мурманские особи достигают 10 мм (размер последнего завитка).

На Белом море прирост раковины у этих же возрастов не превышает 3.8—6.5 мм. Особенно резко снижается рост беломорских букцинум у более старших возрастов. Например, прирост у моллюсков 5—7 лет достигает лишь 2.0—2.5 мм, в то время как на Восточном Мурмане он колеблется от 2.2 до 5.5 мм.

В соответствии с уменьшением скорости роста и общим сокращением продолжительности жизни *B. undatum* var. *parvulum* в Белом море достигает меньших размеров. Особенно резко проявляются различия в величине моллюска при сравнении максимальных размеров высоты раковины у букцинум из различных местообитаний Баренцева и Белого морей:

Губа Дальнезеленецкая	Максимальный возраст (лет)	Максимальная высота раковины (мм)
Илисто-песчанистый пляж:		
закрытый участок	12+	72.2
полузакрытый участок	12+	70.5
Песчанистый пляж:		
полузакрытый участок	12+	81.2
Каменистые россыпи:		
открытый участок	10+	62.0
сублитораль, глубина 7 м	12+	76.0
Онежский залив		
Литораль, каменистые россыпи	12+	66.7
Сублитораль, глубина 10 м	10+	58.5
Сублитораль, глубина 10—12 м	7+	54.0
Кандалакшский залив		
Сублитораль, глубина 20 м	6+	41.7
Двинский залив		
Сублитораль, глубина 7 м	7+	55.8

Наиболее крупные размеры раковин удалось обнаружить на Восточном Мурмане в условиях илисто-песчанистых пляжей на закрытых и полузакрытых участках губ и заливов при отсутствии резких колебаний температуры и солености. В ряде мест Кандалакшского и Двинского заливов условия среды резко изменчивы: значительные колебания температуры, сильное заиление и особенно постоянное действие вод пониженной солености препятствуют отложению извести в раковине таких типично морских моллюсков, как букцинум, уменьшают темп роста, в результате чего значительно сокращаются размеры раковин. Максимальные размеры в таких участках обычно не превышают 41.7—55.8 мм.

Различий в скорости роста самцов и самок у *B. undatum* не наблюдается. Некоторые незначительные колебания в росте особей разного пола, по-видимому, определяются индивидуальными особенностями и ясно выраженной направленности не имеют (табл. 4).

Рост моллюсков в весовых единицах идет в полном соответствии с увеличением их линейных размеров. Большинство взрослых половозрелых моллюсков имеют в возрасте 5—9 лет средний живой вес от 6.6 до 19.7 г. Единичные особи более старших возрастов достигают веса 50 и даже 70 г (рис. 2).

Сроки и способы размножения. *Buccinum undatum* впервые становится половозрелым и приступает к размножению на четвертом году жизни. Самцы созревают несколько раньше самок: трехлетние самцы имеют хорошо развитую гонаду и в семяпроводе подвижную сперму. Различий в количестве самцов и самок в популяциях не наблюдается;

обычно с возрастом число особей обоих полов последовательно уменьшается, имея равные соотношения (табл. 5).

Самки в процессе размножения откладывают на нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали кладки, прикрепляя их к слоевищам водорослей, камням и даже раковинам живых моллюсков. На Восточном Мурмане свежеотложенные кладки встречаются на литорали с апреля по август. По размножению букцинум в Белом море собран крайне небольшой материал, всего несколько кладок из южной части Онежского залива; там свежеотложенные капсулы встречались в июле.

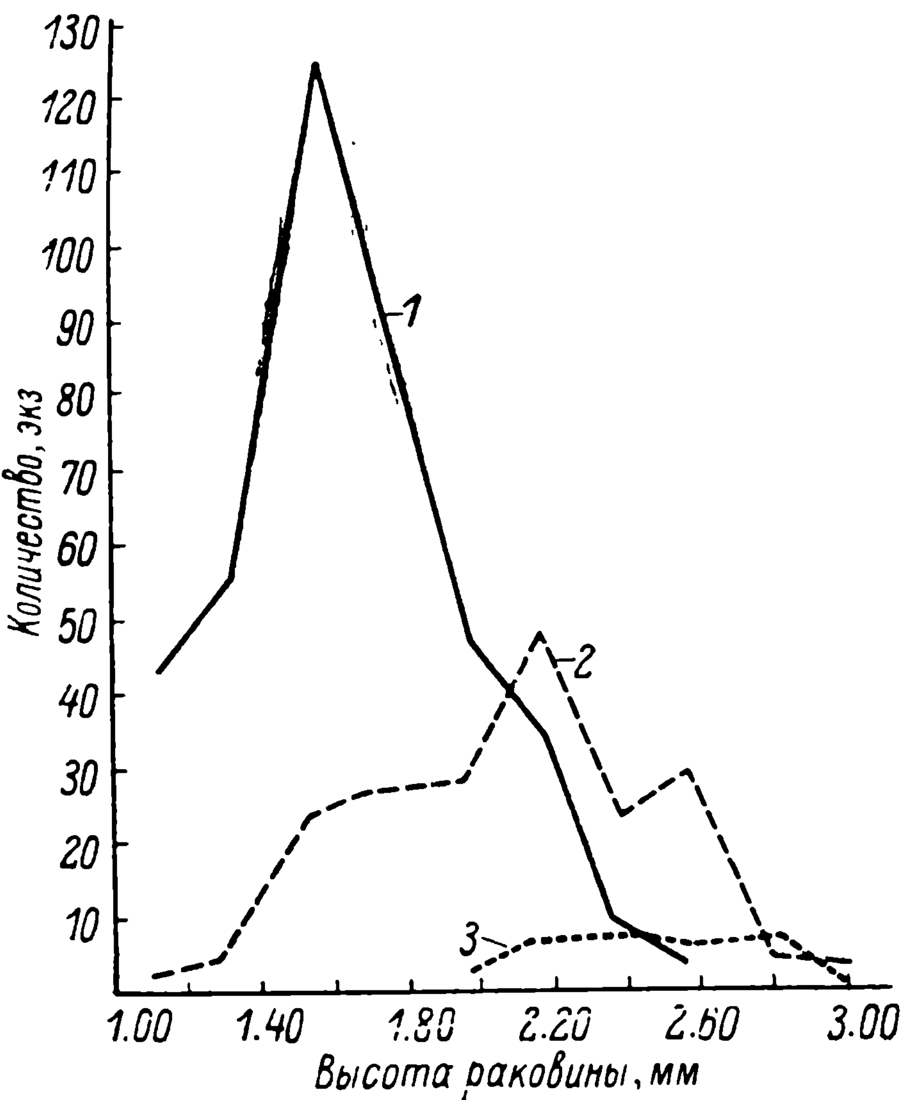


Рис. 1. Размерный состав молоди *Buccinum undatum* в первые месяцы жизни.

1 — 25 сентября 1950 г.; *2* — 19 октября 1950 г.; *3* — 20 ноября 1950 г.

В различных частях ареала нерест букцинум протекает в разное время, но всегда при положительных температурах воды. В европейских морях кладки появляются главным образом с октября по май при температуре воды от 2 до 16°. На Восточном Мурмане сроки размножения несколько сдвигаются в сторону теплых весенне-летних месяцев и происходят при температурах от 1 до 10° (табл. 6).

Кладки букцинум состоят из большого числа отдельных замкнутых линзообразных капсул шириной 6—10 мм, соединенных между собой в округлые комки. Поверхность капсул неровная, покрыта тонкими характерными морщинками. Как показали работы А. Н. Голикова (1961, 1963), строение кладки и характер яйцевых капсул у многих видов рода *Neptunea* носят специфически видовой характер. Отличия яйцевых капсул

Таблица 4

Размерный состав самцов и самок *Buccinum undatum* на литорали (илисто-песчанистый пляж) губы Дальнезеленецкой на Восточном Мурмане

Возраст (лет)	Закрытый участок: количество промерянных особей	Закрытый участок: средняя высота раковины (мм) ♂♂	Закрытый участок: средняя высота раковины (мм) ♀♀	Полузакрытый участок: количество промерянных особей	Полузакрытый участок: средняя высота раковины (мм) ♂♂	Полузакрытый участок: средняя высота раковины (мм) ♀♀
1+	3	—	15.0	—	15.4	13.8
2+	7	21.5	18.9	6	24.9	24.9
3+	20	29.5	29.3	13	27.9	27.3
4+	43	36.9	38.1	19	35.9	32.4
5+	64	44.0	44.0	31	42.3	40.2
6+	59	49.7	50.4	38	44.0	46.0
7+	59	54.1	53.7	34	47.3	48.3
8+	40	56.8	54.3	27	55.1	49.8
9+	22	60.2	64.7	10	57.1	52.1
10+	23	65.9	65.3	5	55.3	59.0
11+	7	63.0	66.4	3	62.2	—
12+	4	72.2	71.8	—	—	—

Таблица 5

Изменение с возрастом количества неполовозрелых и половозрелых особей *Buccinum undatum* на Восточном Мурмане

Возраст (лет)	♂♂			♀♀		
	просмотрено (экз.)	в том числе (%)		просмотрено (экз.)	в том числе (%)	
		неполовозрелые	половозрелые		неполовозрелые	половозрелые
1+	13	100	—	11	100	—
2+	11	100	—	23	100	—
3+	26	69	31	27	100	—
4+	28	82	18	25	92	8
5+	35	29	71	34	35	65
6+	36	11	89	43	35	65
7+	22	9	91	38	—	100
8+	22	—	100	23	5	95
9+	8	—	100	9	—	100
10+	5	—	100	6	—	100
11+	1	—	100	1	—	100

у разных видов наблюдаются и у рода *Buccinum*. У *B. undatum* и *B. groenlandicum* они различны не только по размерам, но и по структуре поверхности.

Количество капсул в одной кладке чрезвычайно изменчиво. Большинство исследователей, занимавшихся определением плодовитости у *B. undatum*, указывают самые различные количества: Мебиус (Möbius, 1891) — 150—170, Донс (Dons, 1913) — 28—2000, Пельзенер (Pelseneer, 1935) — 452 и Торсон (Thorson, 1946) — 2000 капсул. В литературе имеется указа-

Таблица 6

Время и температурные условия икрометания у *Buccinum undatum* в различных частях ареала

Место наблюдения	Месяцы												Среднемесячная температура при икрометании (°С)	Автор
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Побережье Ирландии										+	+	+	12—13	Thorson, 1946
Южный берег Англии, Плимут	+	+	+	+	+					+	+	+	6—10	Lubbock, 1860, Lebour, 1937
Побережье Голландии	+	+	+	+	+								2—9.5	Thorson, 1946
О. Гельголанд	+	+	+	+									3—8	Ankel, 1936
Кильская бухта					+	+	+						8—16	Ankel, 1936 Runnström, 1930
Южная Норвегия, Берген	+	+	+	+									3.5—4.5 (13?)	Korn and Daniellsen, 1853
Восточный Мурман, губа Дальнезеленецкая				+	+	+	+	+					1—10	Наши наблюдения

ние на то, что одна самка может отложить 15 000 капсул общим весом в 1.7 кг (Dons, 1913). Сообщение это несомненно является ошибочным, так как предположить такой огромный выход продукции у моллюска весом до 100 г совершенно невозможно.

Противоречивые сведения о количестве капсул следует объяснить тем, что часто несколько самок откладывают кладки в одно общее место. По данным Мебиуса (Möbius, 1891), на одном участке может быть отложено до 30 отдельных кладок, образующих общий комок в 5000 капсул.

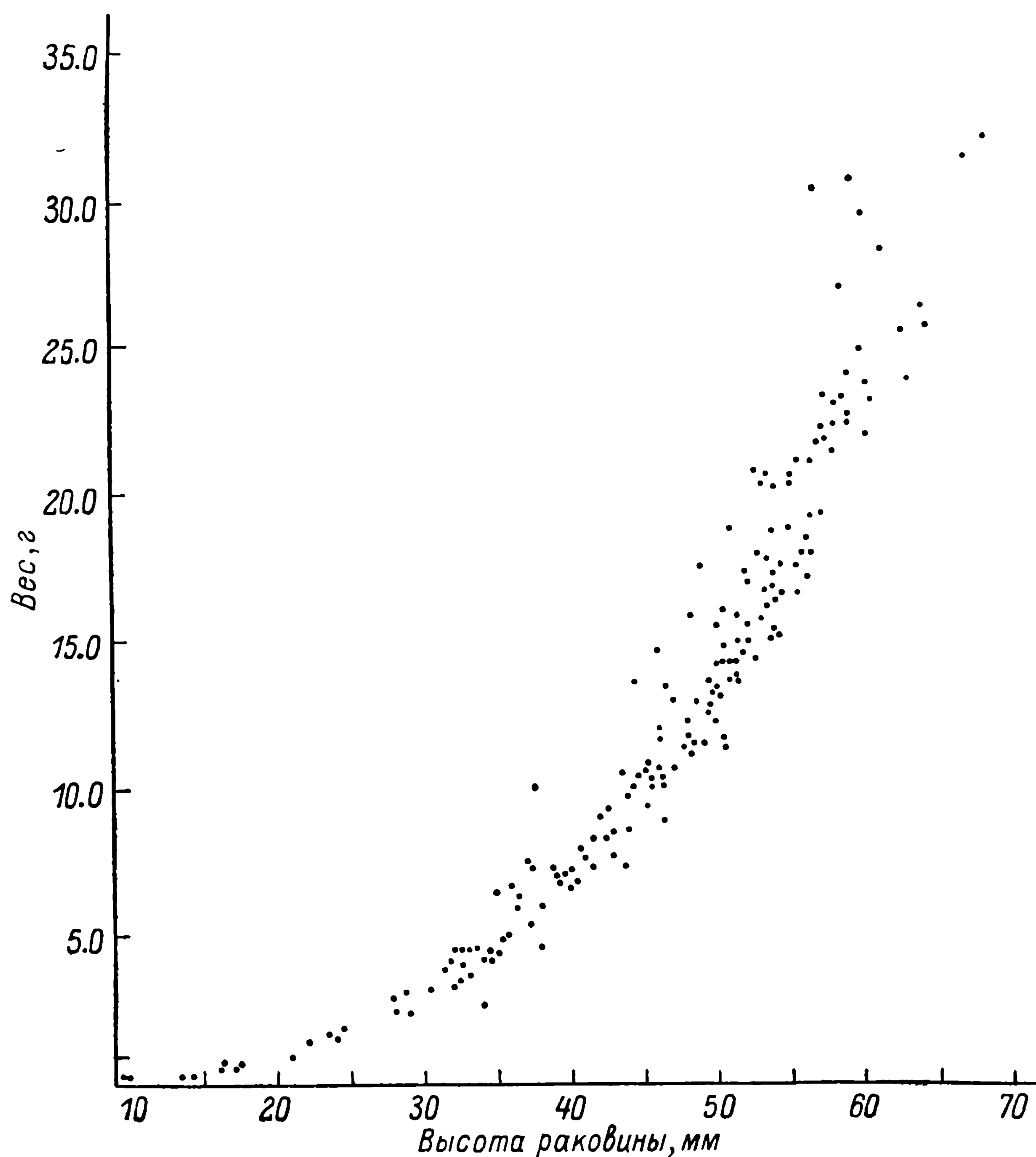


Рис. 2. Зависимость веса *Buccinum undatum* от размера раковины.

Эта особенность нереста букцинум учитывалась нами при определении индивидуальной плодовитости самок. На просчет брались кладки заведомо отложенные одной самкой; обычно просчитывались кладки, отложенные в аквариуме или в садке. На Восточном Мурмане самка откладывает от 70 до 135 капсул (табл. 7).

В каждой капсуле в прозрачной, сходной с белком слизи находится множество яиц. Число их крайне варьирует: от нескольких десятков до нескольких тысяч. На Восточном Мурмане количество яиц в каждой капсуле колебалось в пределах от 70 до 1600.

Отложенные самкой яйца не все способны развиваться и образовывать эмбрионы. Большая часть их остается недробящимися и служит пищей немногим растущим и развивающимся зародышам. Эмбриональное развитие *B. undatum* подробно исследовал Портман (Portmann, 1925, 1926). Им было установлено, что пищевые (недробящиеся) яйца образуются в результате оплодотворения их нетипичными сперматозоидами. Таким обра-

зом, в кладке основная масса яиц не развивается, и лишь незначительное количество образует личинки.

Как показали наши наблюдения, количество зародышей в одной кладке колеблется от 168 до 1122, в среднем одна самка производит около 700 зародышей (табл. 7).

Таблица 7

Количество капсул и эмбрионов в 1 кладке *Buccinum undatum* на Восточном Мурмане

Капсулы в кладке			Эмбрионы	
всего	из них: без зародышей	из них: с развивающимися эмбрионами	всего в 1 кладке	среднее на 1 капсулу
118	52	66	594	9
117	12	105	525	5
98	17	81	324	4
57	15	42	168	4
79	37	42	210	5
135	33	102	714	7
119	—	119	833	7
96	—	96	768	8
116	20	96	672	7
102	—	102	1122	11
92	12	80	1120	14
70	—	70	560	8

Питание развивающихся зародышей *B. undatum*, так же как и у *Nucella lapleus* (Матвеева, 1955), осуществляется за счет желтка недробящихся яиц. Подвижные личинки велигер активно заглатывают до 110 пищевых яиц и накапливают их в средней части кишечника. Последний сильно раздувается и превращается в своего рода желточный мешок (Portmann, 1925).

Скорость развития зародышей зависит от времени появления кладок. Зародыши в кладках, отложенных в апреле, первые этапы своего развития проходят при сравнительно низкой температуре воды, равной в среднем 2.1°, и обычно заканчивают его за 4 месяца. В кладках, отложенных позднее, зародыши развиваются при более высоких температурах (4.5°) и заканчивают весь цикл развития за 2 месяца.

Молодь, вылупляющаяся на ползающей стадии, имеет раковину с 3 оборотами, размер последнего завитка ее составляет 1.0—2.5 мм. На Восточном Мурмане первое появление молоди отмечено в конце августа, массовый выход — в сентябре, октябре (табл. 8). Вылупившаяся молодь не сразу покидает кладку и первое время находит убежище в пустых капсулах. Кладки, закончившие развитие, спустя некоторое время легко отрываются от субстрата и переносятся с током воды в другие места. Таким образом, кладки даже после вылупления из них молоди продолжают играть существенную роль в жизни моллюска. Они являются своеобразным убежищем для молодых, еще не окрепших букцинум, а оторвавшиеся кладки, обладая хорошей плавучестью, способствуют расселению вида на новые места обитаний. Можно сказать, что отсутствие плавающей личинки компенсируется у *B. undatum* до некоторой степени «плавающей» кладкой, содержащей значительное количество молоди.

Таблица 8

Сезонные изменения в состоянии эмбрионов в кладках *Buccinum undatum* на литорали Восточного Мурмана

Месяцы	Количество кладок с различными стадиями развития эмбрионов (%)			
	яйца	эмбрионы до стадии велигер	стадия велигер	вполне сформировавшаяся молодь
IV	75	25	—	—
V	20	60	20	—
VI	14	14	72	—
VII	18	18	50	14
VIII	10	11	27	52
IX	—	—	—	100 и выход молоди
X	—	—	—	Выход молоди
XI	Единичные кладки	—	—	—

BUCCINUM GROENLANDICUM CHEMNITZ

Географическое распространение. Северо-бореальный, заходящий в арктические воды, широко распространенный, почти циркумполярный вид. Встречается у берегов западной и юго-восточной Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Норвегии, Мурмана, в Белом море.

Местообитание и численность. *Buccinum groenlandicum* распространен на каменистых и смешанных грунтах прибрежных мелководий и заливов. На Восточном Мурмане основные поселения его сосредоточены на литорали, от нулевых глубин до верхней границы фукоидного покрова. На литорали моллюски держатся во влажных, затененных местах, под камнями, неплотно прилегающими к грунту, и под слоевищами фукоидов. В отличие от *B. undatum* этот вид не покидает литорали зимой и укрывается от действия низких зимних температур под камнями, образуя иногда значительные скопления.

Таблица 9

Численность и биомасса *Buccinum groenlandicum* на 1 м² в июне—августе на Восточном Мурмане

Место наблюдения	Количество	Биомасса (г)
Открытая каменистая литораль, под камнями и *Fucus vesiculosus*	50	36
Полузакрытые берега, каменистая литораль под камнями и *Ascophyllum nodosum*	300	541
Полузакрытые берега, каменистые россыпи, под камнями и космами *Fucus serratus*	180	123

Buccinum groenlandicum обитает по сравнению с *B. undatum* при более изменчивых температурах: от —3.0 до +12° и при соленостях, близких к нормальным морским. Этот вид никогда не встречается в кутовых участках губ, подвергающихся опреснению и сильному заилению. На Белом море многочисленные поселения этого вида встречаются только в Воронке (литораль губы Каковиха), южнее Горла они отсутствуют. Биомасса и численность на Восточном Мурмане у *B. groenlandicum* значительно большая, чем у *B. undatum*; количество особей и их вес в наиболее плотно заселенных местах литорали в июле—августе на 1 м² показано в табл. 9.

B. groenlandicum значительно меньше активен, чем *B. undatum*, редко покидает свои убежища и в ловушки на Мурмане почти никогда не идет. Обилие на литорали гниющих растительных и животных остатков обеспечивает этому моллюску большое количество пищи.

Питание. *B. groenlandicum* поедает все, что может встретиться в местах его обитания: остатки тела мидий, литторин, водоросли, детрит. По указаниям К. В. Беклемишева (1952) и нашим наблюдениям, букцинум часто встречается вместе с хищным моллюском *Nucella lapillus*, следуя за ним, он обычно доедает остатки мидий. Таким образом, по характеру своего питания моллюски относятся к некрофагам, никогда не нападают на живые организмы и, поедая падаль, очищают дно от всевозможных отмерших животных.

Возраст и скорость роста. Продолжительность жизни *Buccinum groenlandicum* почти в два раза меньше, чем у *B. undatum*, а максимальный возраст не превышает 7 лет. Обычно в популяции преобладают особи 3—5 лет (табл. 10). Максимальному возрасту моллюска соответствуют и максимальные размеры раковин (табл. 11). На Восточном Мурмане самые крупные особи имели высоту раковины, равную 39.5 мм, на Белом море в том же возрасте — 37.6 мм.

Средняя высота раковины у 6-летних особей в первом случае равнялась 34.0 мм, а во втором — 33.2 мм. Близкий порядок приведенных цифр поз-

Таблица 10

Возрастной состав популяции *Buccinum groenlandicum* в различных местах обитания на каменистой литорали (в %, возраст определен у 502 особей)

Место наблюдения	Возраст (лет)						
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Баренцево море							
Мыс Пробный, полузакрытый участок; прибой ослаблен . . .	15	11	33	32	7	2	
Пересушка, открытый участок	17.5	11	23	26	15	3	0.5
Бухта Аварийная, открытый прибойный участок	7	22	39	19	11	2	—
Белое море							
Воронка, губа Каковиха; прибой ослаблен . .	—	15	16	23	30	14	2

Таблица 11

Максимальный возраст и высота раковины у *Buccinum groenlandicum* в разных местах обитания на литорали

Место наблюдения	Возраст (лет)	Высота раковины (мм)
Баренцево море, губа Дальнезеленецкая		
Открытый участок, прибой ослаблен, каменистые россыпи	7+	39.5
Открытый участок, прибой, каменистые россыпи	7+	37.6
Полузакрытый участок, прибой ослаблен, каменистые россыпи	6+	36.0
Закрытый участок, прибоя нет, илисто-песчанистый пляж	6+	36.2
Полузакрытый участок, прибой ослаблен, илисто-песчанистый пляж . . .	6+	34.2
Белое море, Воронка, губа Каковиха		
Открытый участок, каменистая литораль	7+	37.6

воляет считать, что заметных отличий в сроках жизни и скорости роста у беломорских особей по сравнению с баренцевоморскими нет.

Продолжительность периода роста в течение года у *B. groenlandicum* равняется 7—8 месяцам. Первые растущие особи встречаются в апреле, в последующие месяцы количество их увеличивается и в течение всех летних и осенних месяцев большая часть особей в популяции продолжает интенсивно расти. С наступлением зимнего похолодания в ноябре—декабре рост раковины прекращается. В первые годы жизни рост происходит наиболее интенсивно. После выхода из кладок у молодых моллюсков в среднем размер последнего завитка равен 1.0 мм, но уже к концу первого года жизни он достигает 6—8 мм.

Сравнивая высоту раковины у особей различных возрастов обоих видов *Buccinum*, следует заметить, что в первый год жизни величина раковины у них почти одинакова и только со второго года жизни у *B. groenlandicum* наблюдается уменьшение скорости роста, благодаря чему в последующие годы размеры их становятся меньше, чем у *B. undatum* (рис. 3).

В отличие от *B. undatum* рост самцов и самок *B. groenlandicum* заметно отличается. В первые два года эти различия незначительные, но с трех лет, с момента наступления половой зрелости, самки во всех случаях имеют большую скорость роста и обладают большими размерами раковины (табл. 12).

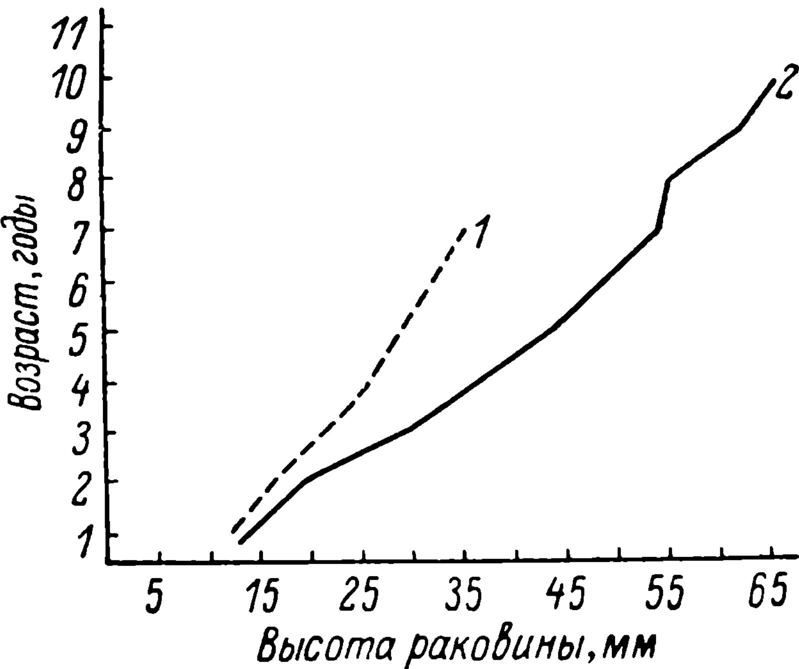


Рис. 3. Увеличение высоты раковины с возрастом у *Buccinum undatum* и *B. groenlandicum* на Восточном Мурмане.

1 — *B. groenlandicum*; *2* — *B. undatum*.

По сравнению с *B. undatum* раковина у *B. groenlandicum* более тонкая и хрупкая. Отношение веса раковины к общему живому весу моллюска составляет в среднем 33%, в то время как у первого вида оно равняется 44%. Меньшие размеры и более тонкая раковина определяют и незначительный вес этого моллюска. Максимальный вес, какой удалось обнаружить у *B. groenlandicum* на Восточном Мурмане, равнялся 8 г. Такие крупные особи встречаются единично, основная масса находящихся в популяции моллюсков весит не более 3 г (рис. 4).

Сроки и способ размножения. Половозрелыми моллюски становятся на третьем году жизни. Минимальная высота раковины впервые размножающихся самок колеблется в пределах от 17.5 до 22.4 мм. Количество самцов и самок в популяции у молодых моллюсков примерно одинаковое, после четырех лет количество самцов уменьшается, и к концу жизни значительно преобладают самки (табл. 13).

В процессе размножения самки откладывают кладки в затененные влажные места нижнего отдела литорали, прикрепляя их к камням или водорослям. По внешнему виду они напоминают кладки *B. undatum*, но отличаются меньшими размерами капсул (4—5 мм) и глянцевито-гладкой по-

Таблица 12

Размерный состав самцов и самок *Buccinum groenlandicum* на каменистой литорали губы Дальнезеленецкой на Восточном Мурмане

Возраст (лет)	Полузакрытый участок, прибой ослаблен			Открытый прибойный участок		
	количество промеренных особей	средняя высота раковин (мм)		количество промеренных особей	средняя высота раковин (мм)	
		♂♂	♀♀		♂♂	♀♀
1+	48	13.3	12.3	88	10.1	10.8
2+	42	17.1	16.8	45	17.5	16.5
3+	120	21.2	22.2	84	21.4	22.5
4+	144	24.4	26.7	106	24.4	16.4
5+	45	26.5	29.9	63	26.4	30.2
6+	5	—	32.2	14	33.5	34.0
7+	—	—	—	2	—	39.5

верхностью, в то время как у *B. undatum* капсула больше и поверхность ее ребристая.

Число капсул в одной кладке колеблется от 47 до 123, в среднем самка откладывает 66 капсул. Количество яиц в них варьирует в широких пределах от 17 до 900. Из числа отложенных яиц развивается незначительная

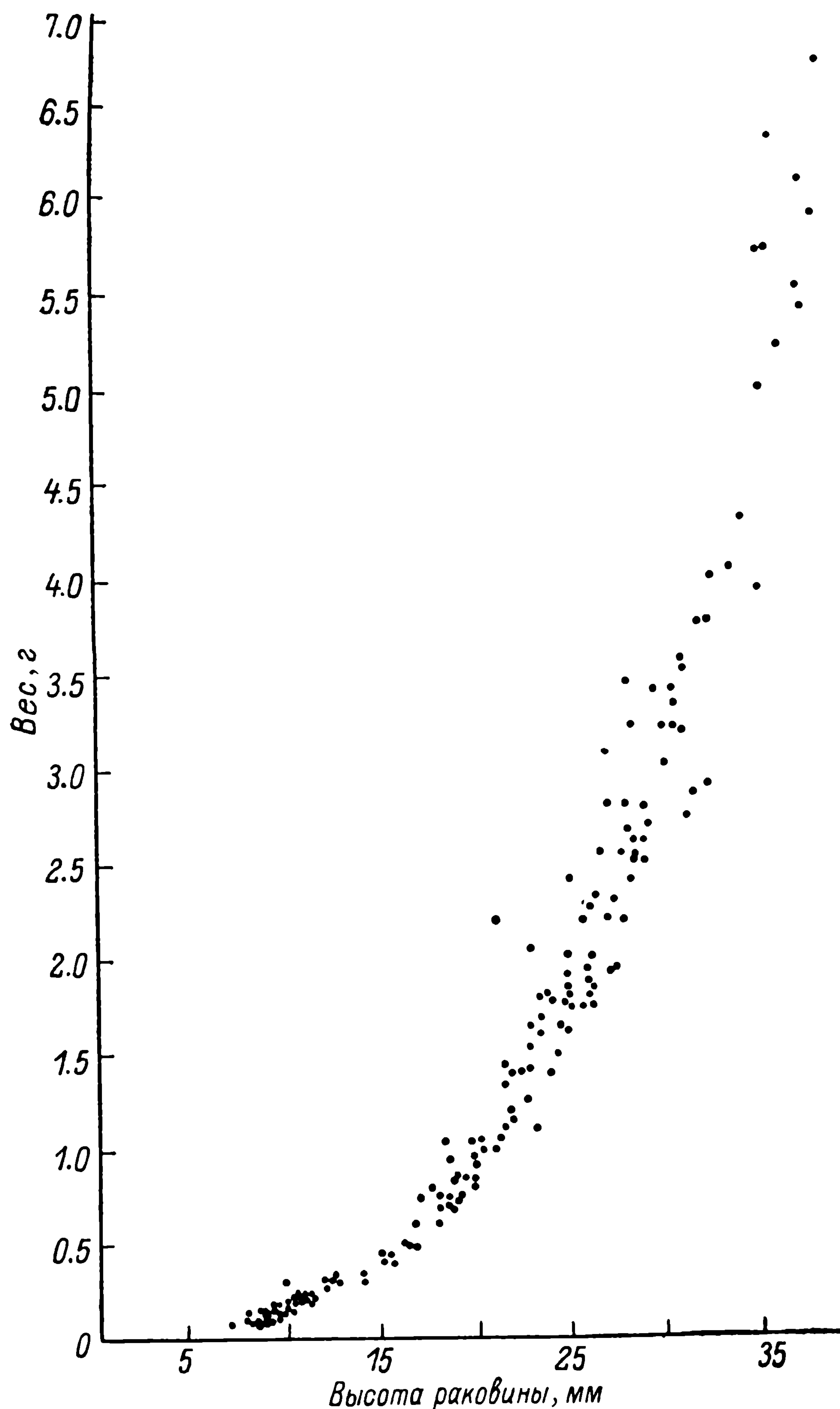


Рис. 4. Зависимость веса *Buccinum groenlandicum* от размера раковины.

часть (1—24). Максимальное количество зародышей в кладке, отложенной одной самкой, достигает 750, минимальное — 141 и среднее — 407 зародышей (табл. 14).

Сравнивая индивидуальную плодовитость двух букцинумов, на первый взгляд кажется, что у *B. undatum* число образующихся зародышей больше, но при пересчете количества зародышей на 1 г живого веса получается обратное соотношение. У *B. groenlandicum* их приходится 146, а у *B. undatum* только 63. Таким образом, относительная плодовитость *B. groenlandicum* значительно больше. Именно это обстоятельство является одной

Таблица 13

Изменение с возрастом количества неполовозрелых и половозрелых особей *Buccinum groenlandicum* на Восточном Мурмане

Возраст (лет)	♂♂			♀♀		
	просмотрено (экз.)	в том числе (%)		просмотрено (экз.)	в том числе (%)	
		неполовозрелые	половозрелые		неполовозрелые	половозрелые
1+	27	100	—	30	100	—
2+	18	50	50	20	100	—
3+	46	8	92	33	55	45
4+	51	—	100	42	7	93
5+	15	—	100	44	7	93
6+	1	—	100	12	—	100
7+	—	—	—	1	—	100

21

из существенных причин, обеспечивающих виду более высокую численность в сравнении с *B. undatum*.

Основную массу кладок моллюски откладывают зимой — с ноября по февраль, и первые стадии развития зародышей протекают в суровых зимних условиях при температуре воздуха равной —9° и воды 0.5°. Подвергаясь значительному охлаждению во время отлива, капсулы часто покрываются корочкой льда и на ощупь становятся твердыми. Но такое сильное охлаждение не вызывает гибели эмбрионов, и они продолжают расти и нормально развиваться. Большую стойкость к охлаждению зародышей многих литоральных моллюсков отмечает Ю. И. Полянский (1950). Его опыты в этом направлении показали, что эмбрионы на ранних стадиях развития (дробление, гаструляция) менее чувствительны к низким температурам, чем зародыши с образовавшейся раковиной.

Таблица 14

Количество капсул и эмбрионов в 1 кладке *Buccinum groenlandicum* на Восточном Мурмане

Капсулы в кладке			Эмбрионы	
всего	из них		всего в 1 кладке	среднее на 1 капсулу
	без зародышей	с развивающимися эмбрионами		
74	10	64	576	9
56	—	56	448	8
66	—	66	246	4
59	—	59	354	6
54	—	54	336	6
75	—	75	750	10
58	—	58	522	9
60	7	53	260	5
65	12	53	318	6
123	—	123	615	5
60	—	60	300	5
47	—	47	141	3

Однако низкие зимние температуры вызывают замедление темпов роста эмбриона и приводят к общему увеличению срока развития, и моллюски заканчивают цикл развития в 5—7 месяцев. Впервые молодь появляется в июле, а массовый выход ее происходит в августе, сентябре (табл. 15).

При сопоставлении данных по размножению и росту раковины у *B. groenlandicum* удалось отметить интересную особенность в ходе этих двух биологических процессов. Оба они разобщены во времени, являются самостоятельными и протекают в разных внешних условиях среды. С апреля по октябрь происходит рост раковины. С наступлением зимнего похолода-

ния в ноябре—декабре рост прекращается, и самки приступают к откладыванию кладок. Обособленность этих процессов, по-видимому, дает возможность организму максимально использовать все силы в нужном направлении и без существенных потерь (отмирания) завершить эти циклы.

Таблица 15

Сезонные изменения в состоянии эмбрионов в кладках *Buccinum groenlandicum* на литорали Восточного Мурмана

Месяцы	Количество кладок с различными стадиями развития (%)			
	яйца	эмбрионы до стадии велигер	стадия велигер	вполне сформировавшаяся молодь
I	100	—	—	—
II	50	17	33	—
III	—	50	50	—
IV	—	—	—	—
V	—	—	100	—
VI	—	—	100	—
VII	—	—	38	62
VIII	—	—	—	—
IX	—	—	50	50
X	—	—	—	—
XI	100	—	—	—
XII	—	100	—	—

Таким образом, изучение жизненных циклов прибрежных букцинум показало, что оба вида обладают различными биологическими особенностями, позволяющими им переносить влияние ряда неблагоприятных внешних факторов. *B. undatum* на Восточном Мурмане в течение года совершает периодические перемещения, поднимаясь на литораль весной и спускаясь в сублитораль зимой. Подвижный образ жизни сохраняет моллюска от вредного действия низких температур воды и воздуха, но приводит к тому, что *B. undatum* в большей степени подвергается нападению хищников и сильнее заражен паразитами, чем постоянно укрытый под камнями, малоподвижный *B. groenlandicum*. Кроме того, высокая относительная плодовитость и лучшая выживаемость молоди обеспечивает *B. groenlandicum* большую численность по сравнению с *B. undatum*.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев К. В. 1952. Питание хищных литоральных беспозвоночных Восточного Мурмана и их взаимоотношение с промысловыми птицами и рыбами. Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ., т. IV.

Голиков А. Н. 1961. Экология размножения и характер яйцевых капсул некоторых видов брюхоногих моллюсков рода *Neptunea* (Bolten). Зоол. журн., т. X, вып. 7.

Голиков А. Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten. Фауна СССР, Моллюски, т. V, вып. 1.

Зацепин В. И., Л. А. Зенкевич и З. А. Филатова. 1948. Материалы по количественному учету донной фауны литорали Кольского залива. Тр. Гос. океанограф. инст., вып. 6 (18).

Иванов А. В. 1955. Промысловые водные беспозвоночные. Изд. «Советская наука», М.

Кузнецов В. В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. Изд. АН СССР, М.

Кузнецов В. В. и Т. А. Матвеева. 1948. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. I.

Матвеева Т. А. 1955. Биология *Purpura lapillus* (L.) в районе Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. ст., т. II.

Полянский Ю. И. 1950. О стойкости зародышей некоторых морских брюхоногих моллюсков к низким температурам. ДАН СССР, т. XXII, № 6.

Ушаков П. В. 1925. Сезонные изменения на литорали Кольского залива. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. IV, вып. 1.

Allen Y. 1962. Mollusca the Fauna of the Clyde sea area Scottish Marine Biolog. Assoc. Millport.

Ankel W. E. 1936. Prosobranchia. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil IXb.

D a k i n W. J. 1912. Buccinum. Liverpool Marine Biol. Comm. Mem., vol. XX.
D o n s C. 1913. Zoologiske notister. Om egglaegningen has enkelte Buccinider. Tromso Mus. Arshefter, № 36.
F l a t t e l y E. W. and C. L. W a l t o n. 1922. The biology of sea-shore MacMillan Comp. N. Y.
G o w a n l o c h J. N. and F. R. H a y e s. 1926. Contribution to the study of marine Gastropods, II. The intertidal life of *Buccinum undatum*, a study of nonadaptation. Contr. Canad. Biol. Fish., vol. 3.
H a v i n g a B. 1929. Krebse und Weichtiere. Handbuch d. Seefischerei Nordeuropas, Bd. III, Heft 2.
K o r n Y. and D a n i e l l s e n. 1853. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Kammkiemer.
L e b o u r M. 1937. The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living on the plankton. J. Marine Biol. Assoc., vol. 22, № 1.
L u b b o c k Y. 1860. On the development of Buccinum. Per. of the thirtierth meetins of the Brit. Assoc. Advancement Science, London.
M a g a l h a e s H. 1948. An ecological study of snails of the genus *Busycon* at Beaufort, North Carolina. Ecol. Monogr., vol. 18, № 3.
M ö b i u s K. 1891. Eierkapseln von *Buccinum undatum* L. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 146—148.
P e l s e n e e r P. 1935. Essai d'Ethologie Zoologique d'apres l'etude des Mollusques. Acad. R. Belg., Publ. Fondat. Agathon De Potter.
P e t e r s e n C. G. 1911. Some experiments on possibility of combating the harmful animals of the fisheries, especially the whelks in the Limfiord. Rept. Danish. Biol. St., vol. XIX.
P o r t m a n n A. 1925. Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentviclung von *Buccinum* und *Purpura*. Zeitsch. Morph. und Okol. der Tiere, Bd. III, № 4.
P o r t m a n n A. 1926. Le rôle spermatozoide stypigue dans la formation des oeufs nourriciers des Buccinum undatum L. Arch. Zool. extl. gen. 65, 4.
R u n n s t r ö m S. 1930. Weitere studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere, Berg, Mus. Aarbok., 10.
T n o r s o n G. 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Danmarks Fisk-og. Havundersog., ser. Plankton, vol. IV, № 1.

Л. Е. Позднякова, В. Н. Виноградов

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГИДРОХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В АВГУСТЕ—СЕНТЯБРЕ 1959 г.

Гидрохимический режим юго-восточной части Баренцева моря формируется под воздействием целого ряда факторов. Одним из них является длительное пребывание поверхности моря подо льдом. Ледовитость юго-восточной части моря резко контрастирует с безледностью юго-западной части (Преображенский, 1947). Обычно только в августе—сентябре район полностью бывает свободным ото льда. Следовательно, смена гидрологических и биологических сезонов в этой части моря происходит в более короткие сроки, чем в западной, и вызывает более интенсивные изменения гидрохимического режима.

К особенностям юго-восточного района можно отнести и относительную его мелководность: примерно на половине площади моря глубины не достигали 100 м и только в районе Новоземельского желоба и южном выступе Центральной впадины они увеличивались до 150—200 м.

Большое влияние на формирование гидрохимического режима района оказывает значительный материковый сток (Преображенский, 1947). Опресняющее воздействие реки Печоры, вносящей до 119 км^3 воды, дополняется реками Черной, Индигой, Пешой, Омой, Вижас и др. Большое влияние также оказывают поступающие с запада трансформированные атлантические воды Канинской и Колгуево-Печорской веток Мурманской струи и струя беломорских вод; с востока через проливы Югорский Шар и Карские Ворота поступают холодные воды Карского моря.

Таким образом, гидрологические и гидрохимические особенности юго-восточной части моря формируются под воздействием сложного комплекса факторов и имеют свои особенности в сравнении с южным и западным районами моря.

Данные о гидрохимическом режиме юго-восточной части моря весьма скудны. В статье С. В. Бруевича «Очерк гидрохимии Баренцева моря» (1948) вкратце упоминается о гидрохимическом режиме восточной части моря по материалам июльского рейса 1931 г. Работа М. В. Федосова, А. Л. Минкиной и И. А. Ермаченко (1960) посвящена условиям формирования гидрохимического режима и первичной продуктивности Баренцева моря в целом.

Материалом для настоящей статьи послужили гидрохимические наблюдения, проведенные Мурманским морским биологическим институтом с 12 августа по 13 сентября 1959 г. на э/с «Профессор Дерюгин». Гидрохимический материал собран на 90 станциях (рис. 1), выполнено 477 ком-

плексных определений (кислород, pH, нитриты, нитраты, фосфаты) по стандартным методам, изложенным в «Руководстве по химическому анализу морских вод» (1950).

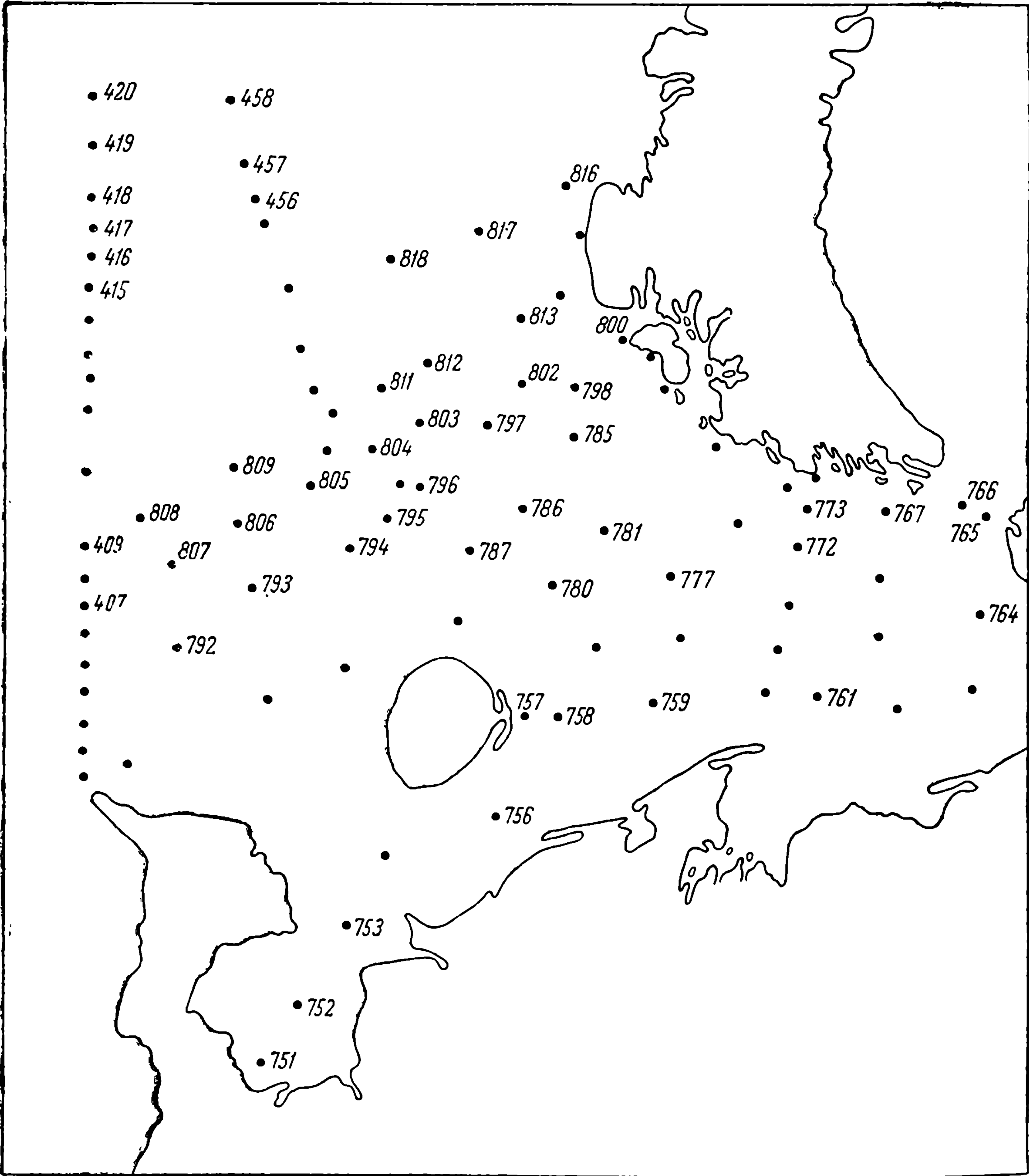


Рис. 1. Расположение гидрохимических станций.

Цифры — номера станций, которые упоминаются в тексте.

Авторы статьи, основываясь на собранных в данном рейсе материалах, пытаются дать картину горизонтального и вертикального распределения некоторых гидрохимических элементов в юго-восточной части Баренцева моря в августе—сентябре 1959 г., не касаясь вопросов гидрологических исследований, которые обобщены О. Ф. Кондрацовой (см. наст. сб.).

РАСТВОРЕННЫЙ КИСЛОРОД

Баренцево море относится к высокоширотным морям, отличительной чертой которых является достаточно высокое содержание кислорода. Кислородный режим определяется температурным режимом, гидродинами. ческими условиями и биологическими процессами в море. Содержания кислорода в поверхностном слое зависит главным образом от изменение температуры воды и с повышением ее постепенно падает (Воронков, 1941).

Этим можно объяснить низкое содержание кислорода в мелководной, хорошо прогретой (6—8°) Чешской губе и в устье реки Печоры, а также в западной части района, находящегося под воздействием теплых атлантических вод. Увеличение абсолютного содержания O_2 происходит в северо-восточном направлении, и максимальные величины (свыше 7.5 мл) мы наблюдаем в районе южной оконечности Новой Земли (рис. 2), где отмечена самая низкая температура воды поверхностного слоя.

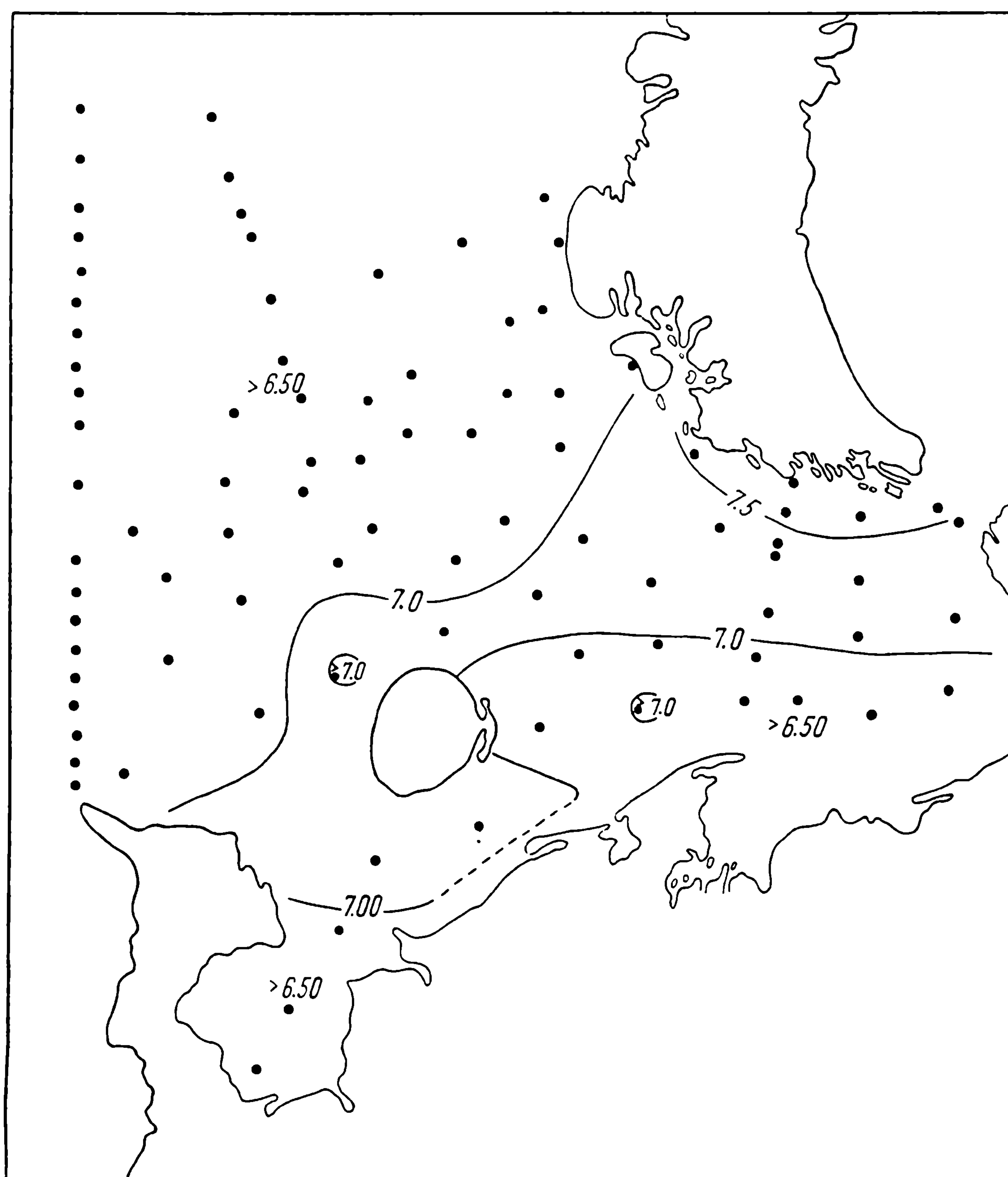


Рис. 2. Распределение кислорода (мл/л) в слое 0—25 м в августе—сентябре 1959 г.

С глубиной картина распределения кислорода меняется. Если для слоя 0—25 м эти изменения не очень существенны, то в придонном слое колебания абсолютного содержания кислорода довольно значительны: от 6.09 (ст. 808) до 7.90 мл/л (ст. 800). В поверхностном слое основное влияние на содержание O_2 оказывает температура воды, с глубиной же на количество растворенного кислорода, кроме температуры, начинают оказывать свое влияние изолированность аккумулятивной зоны от трофогенного слоя, вызванная расслоением водной толщи, и интенсивность процесса минерализации органического вещества, вследствие чего абсолютное содержание растворенного кислорода у дна резко уменьшается.

В мелководном Чешско-Печорском районе изооксигена 6.75 почти совмещена с изобатой 10. С одной стороны, хорошо прогретая вода этого района должна содержать минимальные количества кислорода, но, с другой — мелководность и приливо-отливные явления создают хорошую аэра-

цию придонных слоев, и содержание кислорода не падает ниже 6.50 мл/л. Минимальные величины абсолютного содержания O_2 в придонном слое по исследуемому району мы находим в месте слияния южного выступа Центральной впадины с Новоземельским желобом, т. е. на глубоководных станциях. В этом районе благодаря Колгуево-Печорской ветви Мурманской струи температура воды у дна не опускалась ниже 1°. Сочетание сравнительно высокой температуры воды с относительно большими глубинами станций и расслоением водной толщи приводит к довольно низкому содержанию кислорода у дна (табл. 1).

Повышение содержания кислорода у дна происходит в районе о. Колгуев— южная оконечность о. Новая Земля, т. е. район максимума кислорода у дна совпадает с таковым для слоя 0—25 м, но меньше по занимаемой площади. Величины O_2 свыше 7.00 мл/л сохраняются здесь благодаря низкой (даже отрицатальной) температуре воды и замедленными по сравнению с более западными районами моря окислительными процессами.

В августе—первой декаде сентября распределение относительного содержания кислорода было «классическим». В верхнем 25-метровом слое активной фотосинтетической деятельности фитопланктона (рис. 3), почти на всех станциях, за исключением станций разрезов Канинского и Гусиная банка, отмечено некоторое пересыщение воды кислородом, достигавшее максимума на ст. 756 и 773 (109.8 и 109.0% соответственно).

Пересыщение — явление не постоянное. Под влиянием ветра, вызывающего сильное перемешивание слоев и более равномерное распределение фитопланктона и кислорода в разных слоях, пересыщение может очень быстро исчезнуть и даже смениться неполным насыщением (Книпович, 1938). Так как скорость ветра над Баренцевым морем довольно велика, даже в летние месяцы, то значительных величин пересыщения воды кислородом мы не наблюдали, а в некоторых случаях отмечено недонасыщение.

Сильное летнее опреснение вызывает градиент солености между верхними слоями (0—10—25 м) и подстилающими водными массами, в результате чего образуется скачок солености. Этому скачку

Таблица 1

Зависимость содержания O_2 (мл/л) от температуры воды и глубины на некоторых станциях юго-восточной части Баренцева моря

	Прибрежный район			Карские Ворота			Новоземельский желоб			Атлантические воды		
	ст. 752 15 VIII	ст. 756 15 VIII	ст. 759 16 VIII	ст. 761 17 VIII	ст. 765 18 VIII	ст. 766 18 VIII	ст. 767 18 VIII	ст. 772 19—20 VIII	ст. 776 20 VIII	ст. 805 4 IX	ст. 807 4 IX	ст. 809 5 IX
Горизонт наблюдения (м)	25	45	34	16	170	27	92	170	120	125	78	90
Температура (°C)	10.21	4.11	4.22	9.17	0.50	1.72	0.43	1.84	0.00	1.58	2.11	1.98
Кислород (O_2)	6.55	6.92	7.14	6.73	7.59	7.73	7.11	7.44	7.13	6.37	6.77	6.78

Относительное содержание кислорода на горизонтах 25 м (слой фотосинтеза) и 50 м (%)

№ станции	Горизонт (м)		№ станции	Горизонт (м)		№ стан-ции	Горизонт (м)		№ стан-ции	Горизонт (м)	
	25	50		25	50		25	50		25	50
765	109.1	99.2	785	102.2	95.2	797	100.4	93.7	808	99.6	89.3
767	102.9	91.3	786	100.7	94.2	798	103.1	100.5	809	100.2	92.4
772	102.7	95.1	787	100.6	86.3	802	99.9	93.9	811	100.9	94.2
773	105.9	88.0	792	101.6	89.3	803	100.1	93.7	812	99.6	92.8
776	106.3	95.0	793	101.5	91.4	804	102.0	91.7	813	99.0	104.1
777	105.8	88.5	794	99.7	85.2	805	100.5	90.3	816	101.5	87.0
780	106.4	89.0	795	101.9	85.5	806	93.7	92.6	817	100.3	92.9
781	100.3	94.7	796	100.9	91.3	807	101.3	96.8	818	100.9	91.8

соответствует, как правило, скачок температуры и плотности воды (Преображенский, 1947). Такое расслоение вод искусственно ограничивает

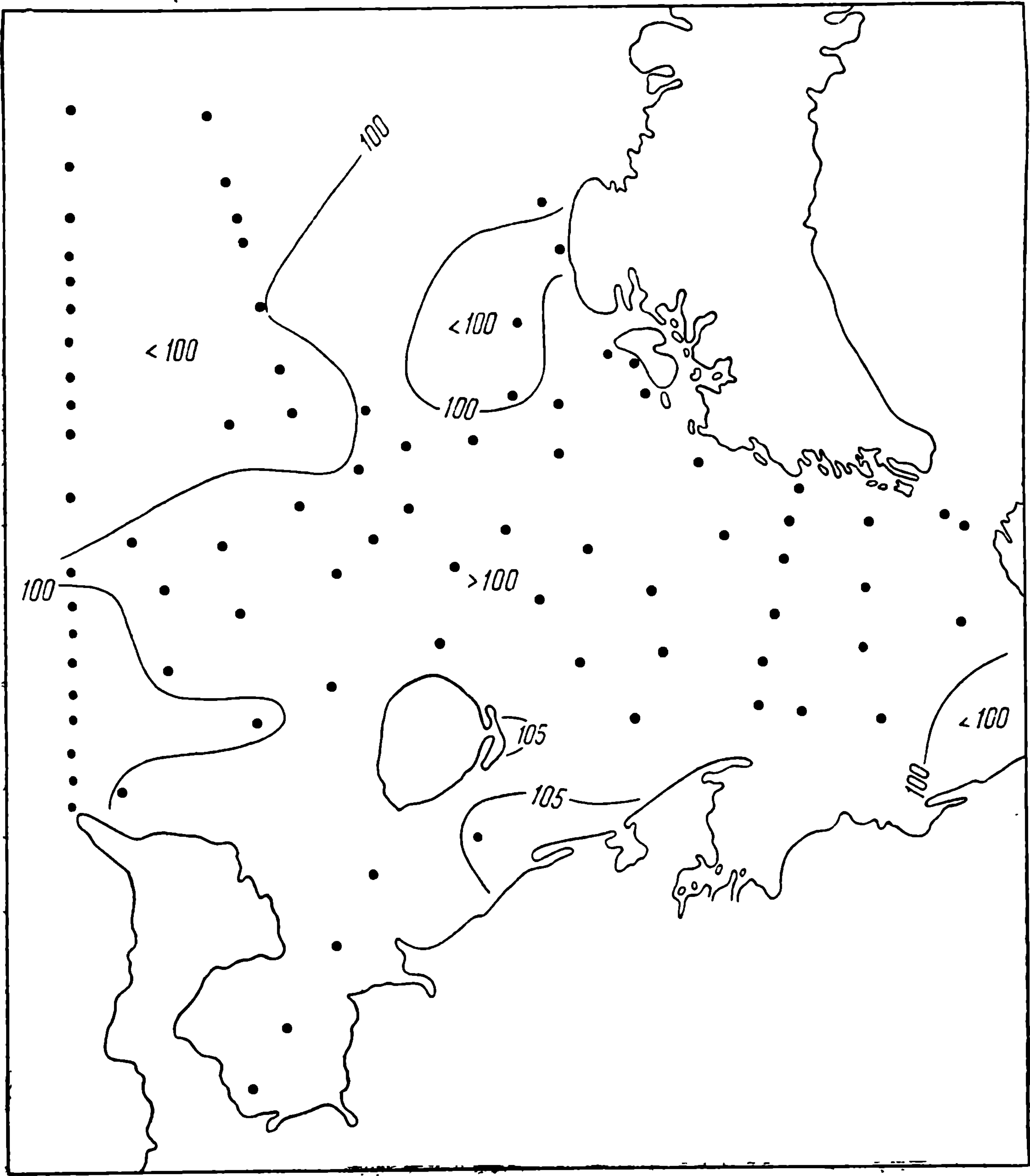


Рис. 3. Распределение кислорода (%) в слое 0—25 м.

глубину залегания фотосинтетического слоя, который в данный период характеризовался пересыщением воды кислородом. Расслоение водной толщи также является мощной преградой для обмена глубинных, бедных кислородом вод с более насыщенными поверхностными водами (табл. 2).

Величины относительного содержания кислорода в придонном слое изменялись от 77.0 до 106.2% (рис. 4). Максимальным процентом насыщения воды кислородом (свыше 100%) характеризовались мелководные Чешская и Печорская губы и небольшой район у восточного побережья о. Колгуев. Малые глубины, незначительные колебания температуры и значительные приливо-отливные явления создают хорошую аэрацию придонных слоев. На станциях с умеренными и значительными глубинами про-

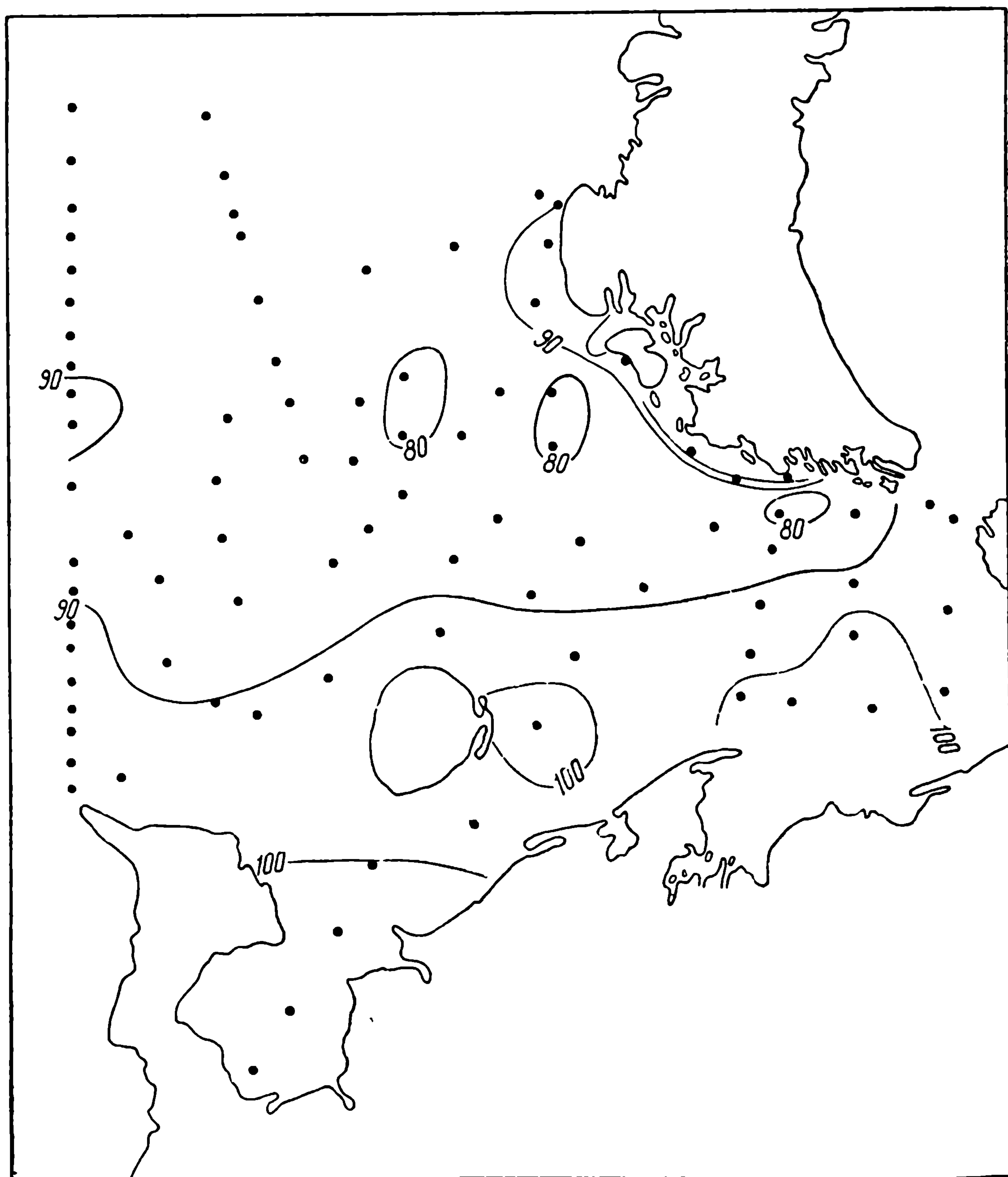


Рис. 4. Распределение кислорода (%) в придонном слое.

цент насыщения воды O_2 падал до 80% с минимумом на ст. 773, 785, 798, 803 и 812 (77.0—79.3%). В период проведения работ распределение по вертикали абсолютного и относительного содержания кислорода в юго-восточной части моря было типичным для летних месяцев.

Вертикальное распределение кислорода (%) на отдельных станциях разных участков юго-восточной части моря: ст. 756 (15 VIII) — прибрежный мелководный район (Канинско-Колгуевский), ст. 773 (20 VIII)— глубоководная станция Новоземельского желоба и ст. 407 (12 IX) — в струе атлантической воды (Канино-Колгуевская ветка) представлено на рис. 5. Характерным на первых двух станциях (756 и 773) было значительное увеличение процента насыщения кислорода на 25-метровом горизонте с последующим довольно сильным снижением у дна. На ст. 407 распределение кислорода было более равномерным, но тенденция к увеличению в подповерхностном слое и к снижению у дна сохраняется. Следует отметить, что максимум насыщения в большинстве случаев был не в по-

Таблица 3

Вертикальное распределение температуры, солености, кислорода и pH на ст. 773 (20 VIII)

	Горизонт (м)							
	0	10	22	25	50	100	150	187
Температура	7.93	7.94	4.18	2.44	0.40	—0.22	—1.72	—1.87
Соленость	33.82	33.82	34.16	34.38	34.47	34.58	34.74	34.83
Кислород:								
мл	6.83	6.76	9.34	8.05	7.02	6.80	7.07	6.70
%	101.2	100.2	127.9	105.9	88.0	84.0	84.0	79.3
pH	8.14	8.14	8.15	8.11	8.11	8.04	7.99	7.93

верхностном слое, а на горизонте 18—25 м, где, как отмечают многие авторы, световые и другие условия обычно бывают для фитопланктона оптимальными.

Кроме биологических процессов, распределение кислорода в значительной мере определяют и другие факторы — температура, соленость, наличие расслоения водной толщи и др. (табл. 3).

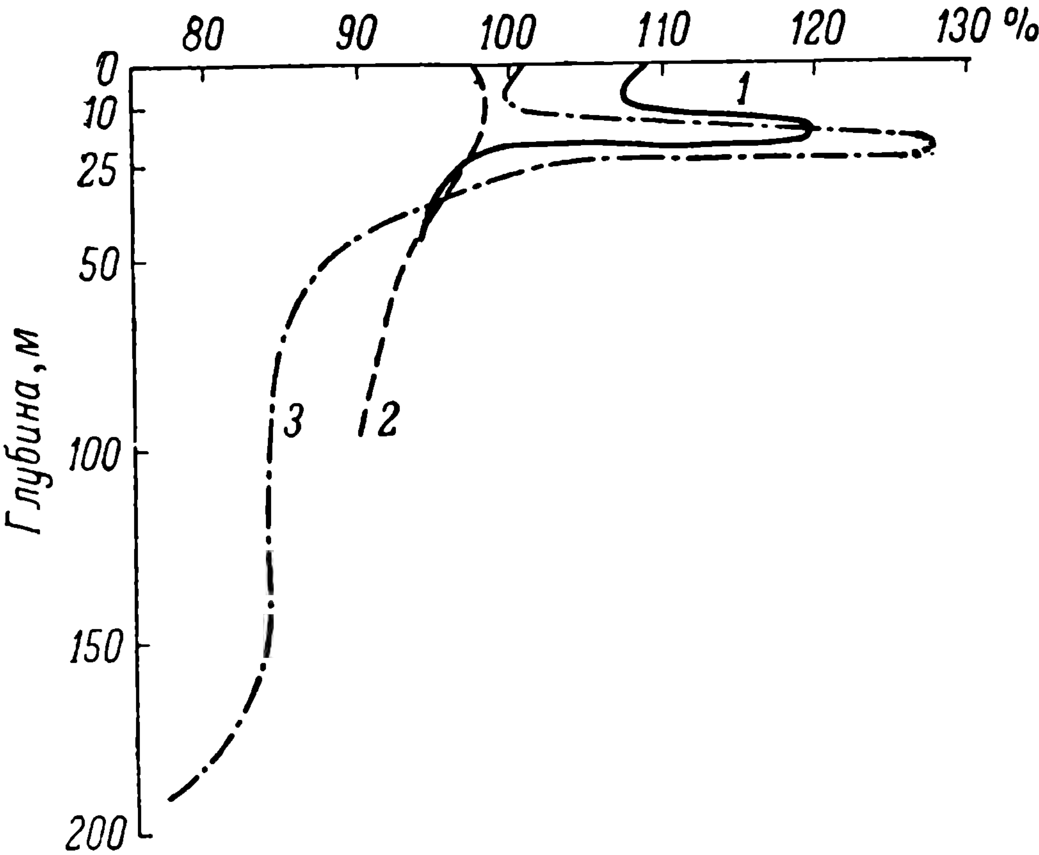


Рис. 5. Вертикальное распределение кислорода (%) на некоторых станциях юго-восточной части Баренцева моря.

1 — ст. 756; *2* — ст. 773; *3* — ст. 407.

КОНЦЕНТРАЦИЯ ВОДОРОДНЫХ ИОНОВ

В августе—сентябре в юго-восточной части моря мы отмечали довольно значительные изменения концентрации водородных ионов. Наибольшими значениями характеризовался слой 0—25 м, где показатель pH на большей части исследуемой акватории моря был выше 8.00 (рис. 6). Можно выделить два района с максимальными значениями pH: к западу от пролива Карские Ворота (до ст. 780) и меньший по площади район станций 793, 807, 808. Господствующие в этом слое значения pH превышали 8, 10. В Канино-Колгуевском районе и Чешской губе величины pH были несколько ниже (7.88—7.99). При сопоставлении карт распределения pH и относительного содержания кислорода в слое 0—25 м становится ясно, что изолиния pH 8.00 почти совмещается с изооксигеной 100, за исключением трех районов: южнее о. Междушарский, Чешско-Колгуевском и в месте ответвления Колгуево-Печорской ветви атлантических вод. Несмотря на значительное поглощение углекислого газа растительными организмами в процессе фотосинтеза и отмеченное пересыщение воды кислородом, приток более кислых беломорских вод в Канино-Колгуевский район и речной сток в Чешскую губу создают самые низкие концентрации водородных ионов, не превышающие 7.95.

Повсеместно отмечено снижение pH ко дну, и только в особо мелководных районах оно было однородным во всем столбе. Минимальными вели-

чинами pH характеризовалась придонная вода в южном желобе Центральной впадины, в струе Колгуево-Печорского течения и Канино-Колгуевском районе (7.83—7.88).

До августа для Баренцева моря характерна прямая стратификация активной реакции, т. е. максимальные для станции величины наблюдались

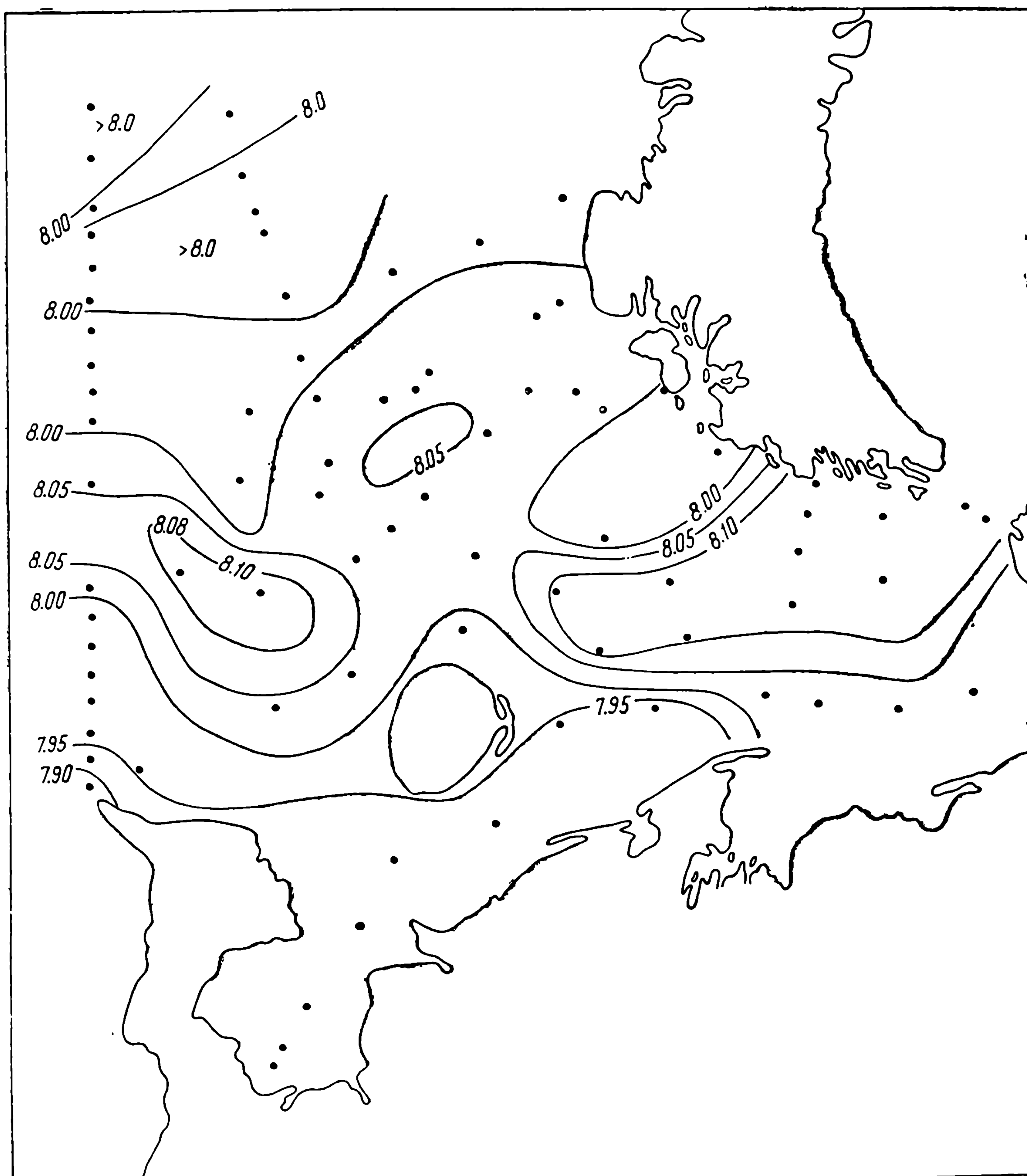


Рис. 6. Распределение pH в слое 0—25 м.

на нулевом горизонте. В сентябре максимум pH опускается в подповерхностный слой и залегает обычно на глубине 10—25 м (Бруевич, 1931). В наблюдаемый период на большинстве станций нами отмечена прямая стратификация активной реакции и только для некоторых наибольшие величины pH были на глубине 10—25 м. Таким образом, довольно высокие значения pH и пересыщение воды кислородом на большинстве станций исследуемого района говорят о том, что в августе—сентябре в юго-восточной части моря фотосинтетическая активность фитопланктона довольно высокая.

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

При рассмотрении данных распределения нитритов, нитратов и фосфатов четко прослеживается закономерность распределения биогенных элементов, установленная для Баренцева моря в целом Е. М. Крепсом и

Н. Вержбинской (1930, 1932), С. В. Бруевичем (1931, 1948) и для прибрежной зоны — Е. Н. Черновской (1958).

Август — месяц наибольшей стратификации водных масс. Наблюдаемое расслоение водной толщи искусственно ограничивает трофогенный слой и изолирует его от аккумулятивной зоны, изобилующей питательными веществами. Это нашло свое отражение и в распределении питательных солей.

НИТРИТЫ

Наши наблюдения над режимом нитритов в юго-восточной части моря подтверждают типично летнюю картину их распределения, показанную С. В. Бруевичем (1948). На большинстве станций они полностью отсут-

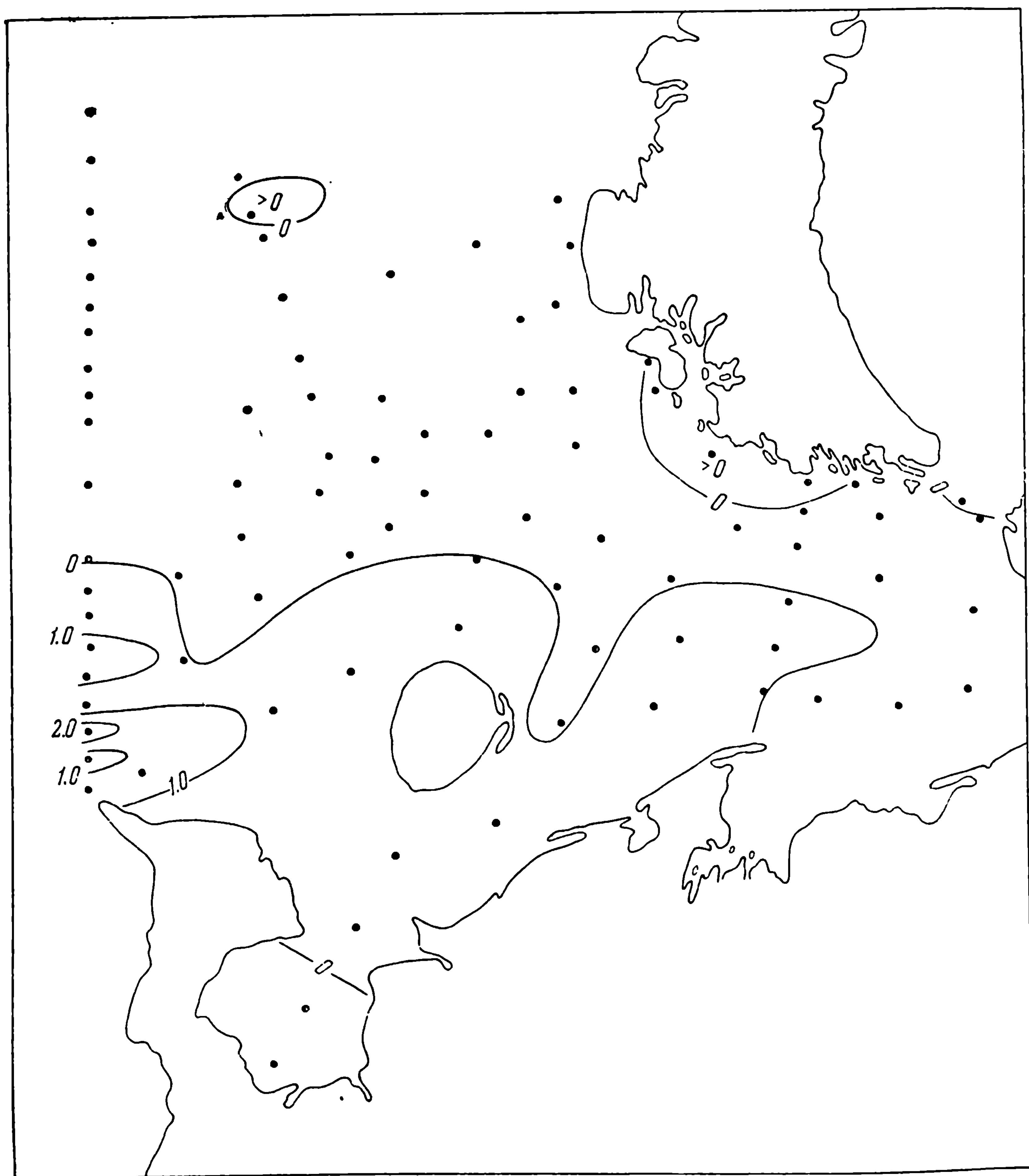


Рис. 7. Распределение нитритов (мг/л) в слое 0—25 м.

ствуют (рис. 7). В количествах от 0.2 до 2.4 мкг/л они обнаружены в воде мелководных участков вдоль юго-западного побережья Новой Земли, а также в районах мыс Русский Заворот—о. Колгуев и мыс Канин Нос—ст. 409 Канинского разреза. К северу от 70° с. ш. количество нитритного азота падает до аналитического нуля. Испытывая азотный голод, фитопланктон потребляет азот нитритов (Вержбинская, 1932; Бруевич, 1948,

1954), чем можно объяснить отсутствие нитритов при полном потреблении нитратов.

В противоположность верхним слоям аккумулятивная зона богата биогенными элементами. Значительно увеличилось содержание нитритов ниже фотосинтетического слоя. На некоторых станциях юго-восточного

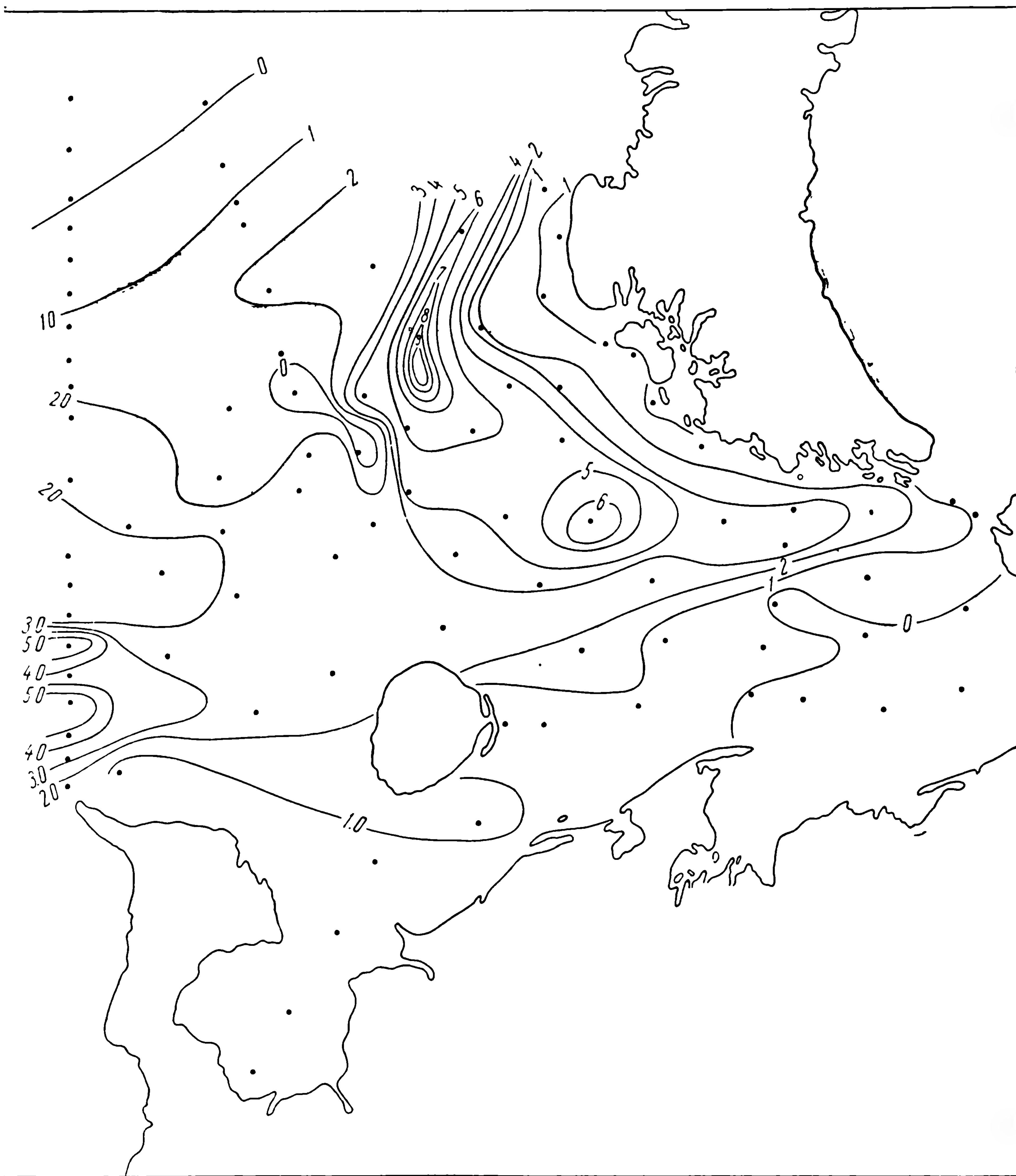


Рис. 8. Распределение нитритов (мкг/л) в придонном слое.

склона Гусиной банки и на станциях, расположенных в районе Новоземельского желоба, концентрация их превышала 5 мкг/л, а на ст. 812 количество их достигло 9.5 мкг/л (рис. 8). Второй эпицентр максимума нитритов расположен к северу от м. Канин Нос, в районе вторжения беломорских и трансформированных атлантических вод.

У дна нитриты отсутствуют на самых мелководных станциях Чешской и Печорской губ, где наблюдалась почти одинаковая температура, насыщение воды кислородом превышало 100, нитраты и фосфаты находились

в ничтожно малых количествах. Гомотермность, гомохалинность и приливо-отливные явления в прибрежной зоне создают условия для хорошего вертикального перемешивания водной толщи и полного потребления питательных солей. Нитритный азот также отсутствовал в придонных слоях глубоководных ст. 418—420 (Канинский разрез) и 458 разреза через Гусиную банку, где глубины превышали 200 м. В рассматриваемой части моря мелководный прибрежный район контрастирует с такими районами

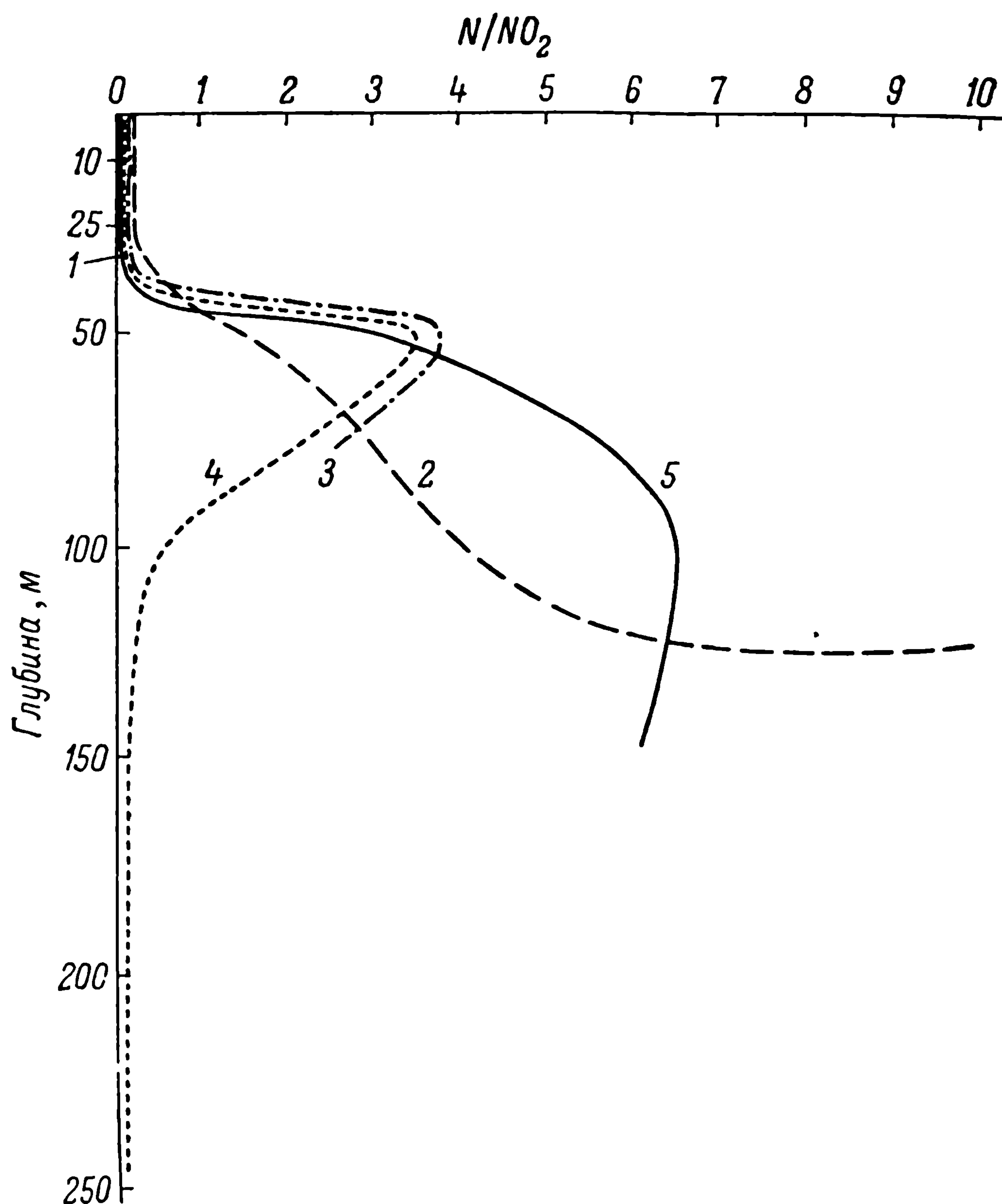


Рис. 9. Типы вертикального распределения нитритов (мкг/л) в юго-восточной части Баренцева моря.

1 — ст. 757; *2* — ст. 812; *3* — ст. 792; *4* — ст. 458; *5* — ст. 817.

больших глубин, как Новоземельский желоб. В зависимости от рельефа дна, гидрологических особенностей участков моря и интенсивности происходящих в них биологических процессов имеется несколько типов вертикального распределения нитритов, наиболее часто встречавшихся в период съемки (рис. 9).

Для всех станций характерно отсутствие нитритов в верхнем 25-метровом слое. В очень мелководных районах (ст. 757) нитриты полностью отсутствовали во всем слое. На станциях с глубинами меньше 100 м (ст. 792) или несколько больше (ст. 817) нитритная форма азота присутствовала во всей аккумулятивной зоне с увеличением на 50- или 100-метровом горизонте и убыванием ко дну. На глубоководных станциях (ст. 458) деструкция отмерших организмов происходит в толще воды и у дна нитритов не обнаруживается. Для районов с высокой продуктивностью дна характерно увеличение содержания нитритного азота ко дну. Такой район, по

С. В. Бруевичу (1948), располагается по разрезу М. Канин Нос—о. Междушарский, где находится ст. 812, что подтверждается нашими исследованиями.

НИТРАТЫ

Нитраты и фосфаты являются основными компонентами питательных веществ, потребляемых растительными клетками в процессе жизнедеятельности. Отсутствие их в зоне фотосинтеза вызывает торможение или прекращение развития фитопланктона. Из-за длительности процесса нитрификации (по схеме аммиак—нитриты—нитраты) и изолированности трофо-

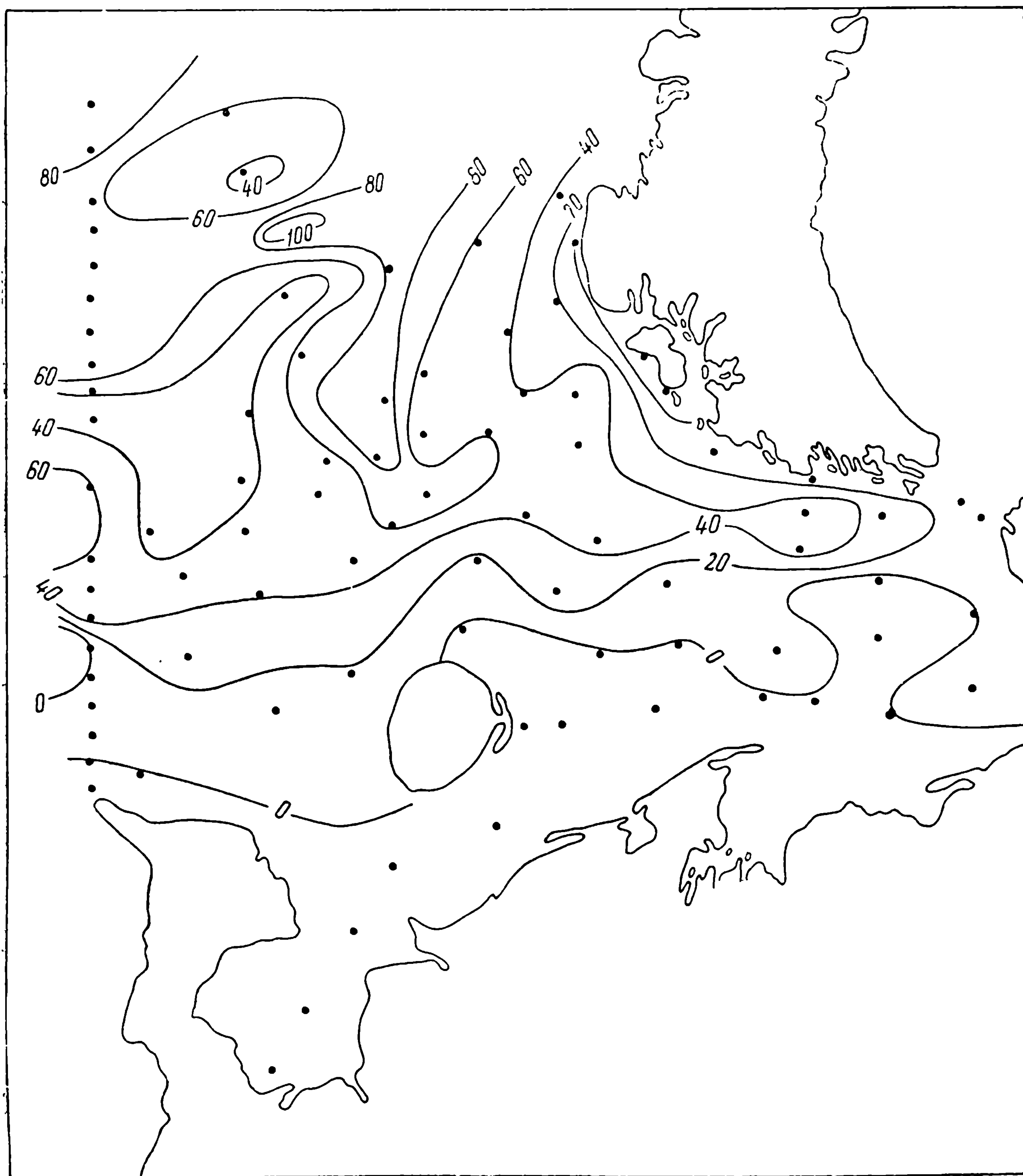


Рис. 10. Распределение нитратов (мкг/л) в придонном слое.

генного слоя от нижележащих вследствие расслоения водной толщи в августе—сентябре мы наблюдали ничтожно малые количества (0—5 мкг/л) нитратов в верхнем 25-метровом слое и высокие концентрации (90—100 мкг/л) у дна. Из 90 наблюдений, произведенных на станциях, только на 4 в слое 0—25 м были обнаружены нитраты в количествах 5—15 мкг/л.

Под слоем температурного скачка и до дна наблюдалось увеличение содержания нитратов по направлению от берега к морю, т. е. к большим глубинам. К северу от линии м. Канин Нос—о. Колгуев и северо-западу от о. Вайгач количество нитратов в придонном слое возросло и достигло

на некоторых станциях, расположенных в Новоземельском желобе и вдоль восточного склона Гусиной банки, 80—90—100 мкг/л. В сентябре, с уменьшением фотосинтетической деятельности и частичным отмиранием фитопланктона в западных районах, отмечено повышение содержания нитратов в трофогенном слое, но концентрации их оставались низкими (рис. 10).

Такое распределение нитратов говорит о том, что в августе—сентябре в юго-восточной части моря мы наблюдаем максимум потребления биогенных солей. Следовательно, несмотря на более позднее начало биологической весны в восточных районах из-за позднего освобождения моря от льда, абсолютная величина максимума потребления питательных солей соответствует таковой в южной части моря, где биологическая весна начинается в марте. Это говорит о большой интенсивности прохождения биологических процессов в исследуемой акватории. Такой же вывод был сделан Э. А. Зеликман (1961) по отношению к фито- и зоопланктону.

ФОСФАТЫ

Фосфаты наряду с нитратами являются основными элементами в питании фитопланктона. Потребление фосфатов фитопланктоном идет параллельно потреблению нитратов, и поэтому распределение этих элементов в водной толще почти аналогично.

Фосфаты можно отнести к быстро регенерирующим элементам. Полное потребление фосфора растительными клетками — явление довольно редкое, ибо в процессе быстрой регенерации часть фосфатов возвращается в морскую воду с фекалиями растительноядного планктона. Даже при интенсивном развитии фитопланктона можно встретить их в количестве, доходящем до десятых, а иногда и целых мкгР/л.

Во время съемки в юго-восточной части моря в верхней 25-метровой толще воды на 16 станциях фосфаты отсутствовали, а на остальных содержание их было весьма низким (0.1—4.4 мкг Р/л) и только в Чешской губе количество их возросло до 8.5—10.3 мкг Р/л (ст. 751 и 752 — 8.5 и ст. 753 — 10.3 мкг Р/л).

Содержание фосфатов в придонном слое (рис. 11) возрастает по направлению с юго-востока на северо-запад и запад. Если в прибрежных районах материка и возле юго-восточной оконечности Новой Земли концентрация P/PO_4 у дна была довольно низкой (лишь в нескольких случаях превышающая 10 мкгР/л), то в районе юго-восточного склона Центральной впадины (ст. 415—420 и 456), а также южнее линии Гусиная банка—п-ов Гусиная Земля содержание фосфора повысилось до 25—30 мкг Р/л. Обращает на себя внимание довольно резкое увеличение фосфатов в районе ст. 767, 772 и 773 (до 46.3 мкг Р/л — на последней). Резкое понижение дна и низкая температура воды создают там застойную зону с высоким содержанием фосфатов.

При анализе материалов вертикального распределения P/PO_4 выявляется сходство в распределении с нитратами — горизонты минимального или максимального содержания фосфатов почти всегда соответствуют минимальным или максимальным количествам нитратов (рис. 12).

Как известно, фосфаты могут совершать полный цикл превращения в трофогенном слое — потребляться клетками фитопланктона и выделяться в воду с фекальными массами растительноядного зоопланктона, что обеспечивает, хоть и в незначительных количествах, постоянное присутствие фосфатов в зоне фотосинтеза в период летней стратификации водных масс. Поэтому совершенно права Е. Н. Черновская (1958), указывая, что «. . . убыль нитратов в верхних слоях может служить более постоянным признаком развития фитопланктона, чем состояние фосфатов» (стр. 49).

Из сопоставления данных о распределении биогенных солей в разных районах юго-восточной части моря следует, что на станциях с умеренными или большими глубинами наблюдалось почти полное отсутствие рассматриваемых элементов в верхнем 25-метровом слое и максимальные количества у дна. Особенности гидродинамических условий, рельефа дна и биологических процессов в прибрежье придают некоторую специфичность распределению основных питательных солей, отличающую ее от других районов.

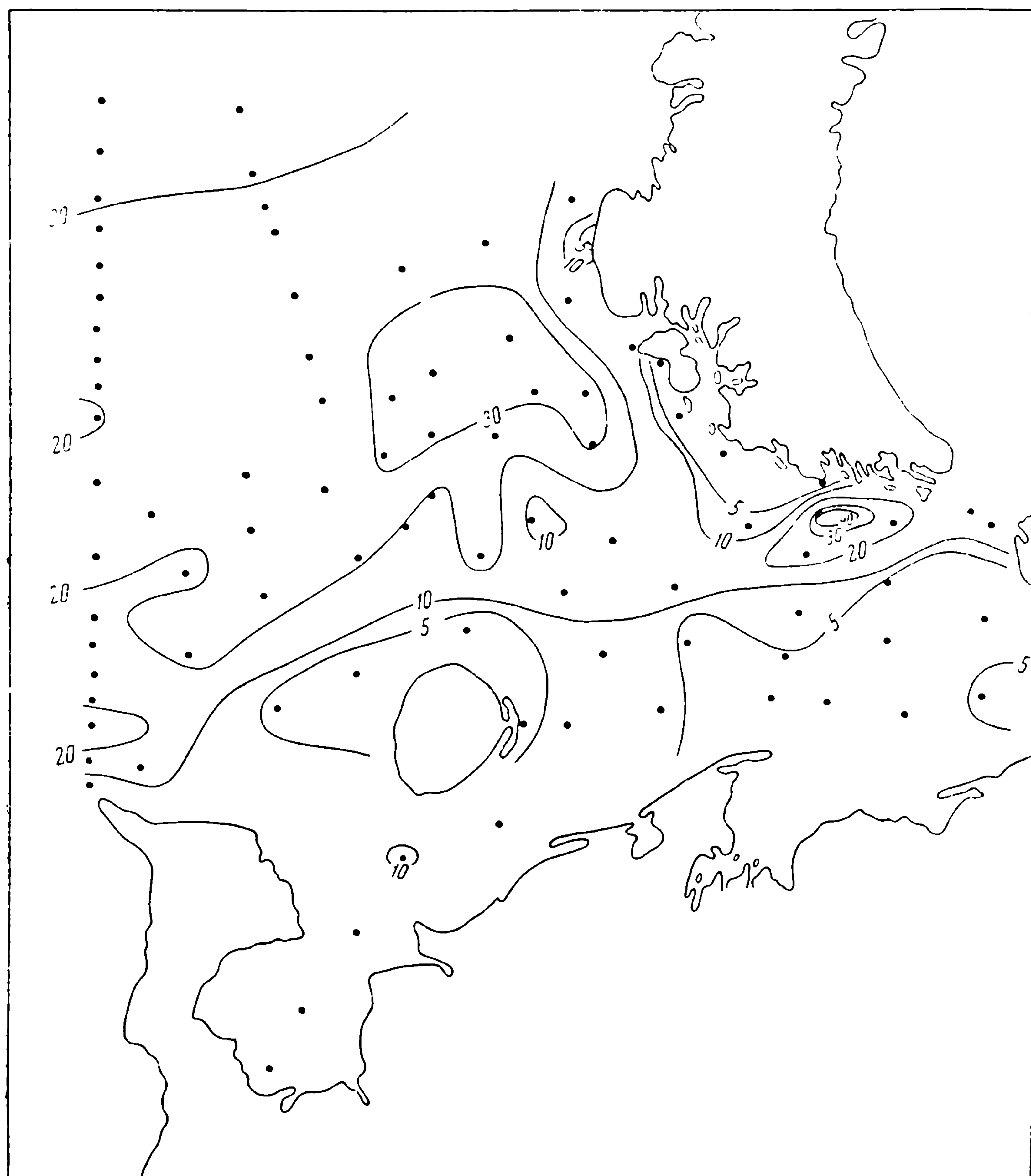


Рис. 11. Распределение фосфатов (мкг/л) в придонном слое.

Вертикальное распределение температуры, нитритов, нитратов и фосфатов, представленное в табл. 4, хорошо выявляет особенности каждого участка.

Канинско-Колгуевский район, Чешская губа и Печорское мелководье характеризуются незначительными глубинами. Мелководность этого участка моря способствует быстрому прогреву водной толщи; приливо-отливные явления и волнение вызывают перемешивание водных масс, поэтому расслоение водной толщи отсутствует или незначительно. Все это способствует более однородному распределению содержания питательных солей по вертикали и, как следствие деятельности фитопланктона, происходит почти полное истощение питательных солей, особенно азота нитритов и нитратов.

Резкому углублению дна в районе западного склона южного острова Новая Земля, так называемому Новоземельскому желобу, свойствен особый гидрологический режим, обусловленный влиянием холодных вод Карского моря. Распресненные, хорошо прогретые поверхностные воды контрастируют с холодными солеными водами у дна, что создает расслоение водной толщи. В результате изолированности трофогенного слоя от аккумулятивной зоны в фотосинтетическом слое наблюдалось полное потребление биогенных солей и значительные концентрации под ним.

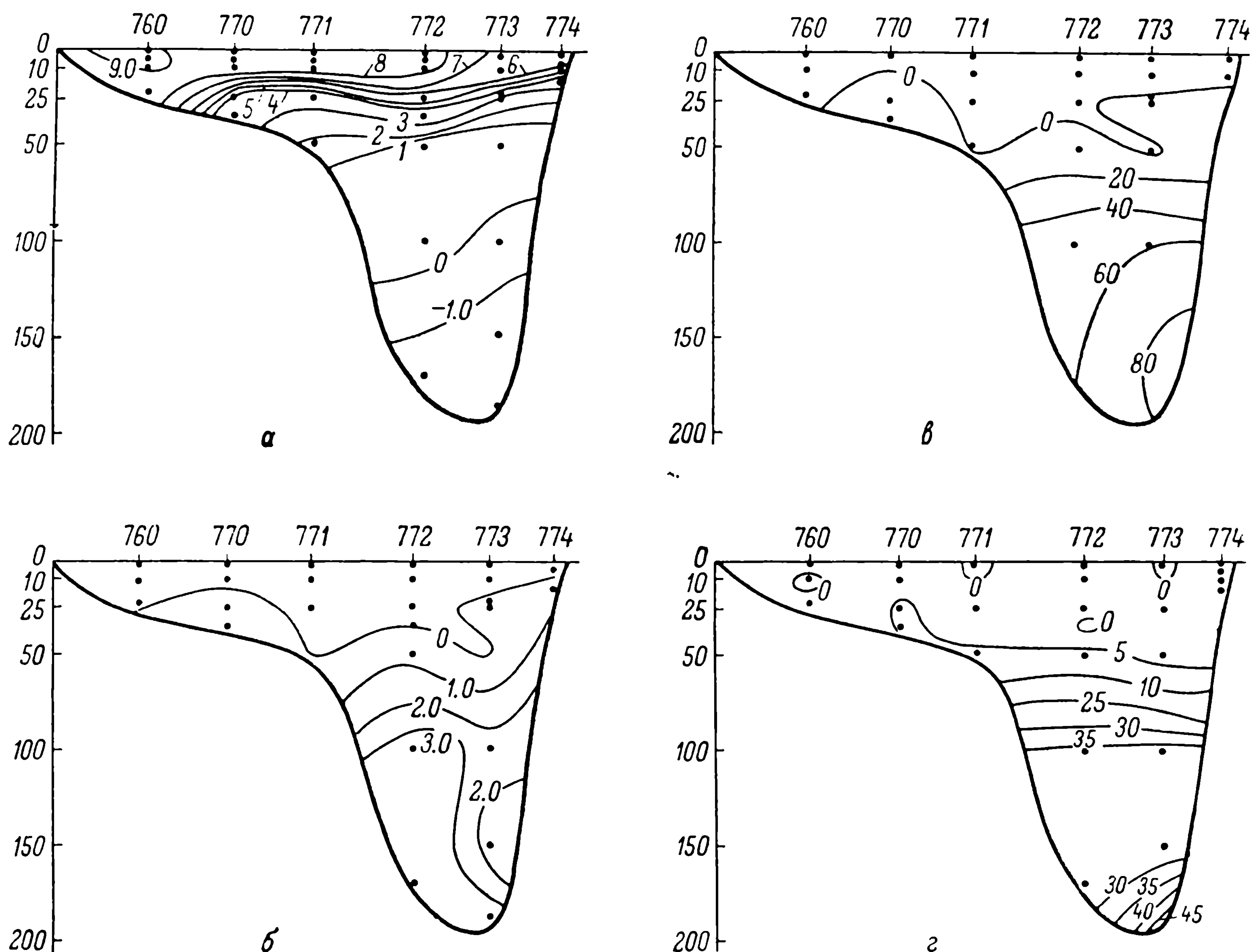


Рис. 12. Вертикальное распределение температуры и гидрохимических показателей на разрезе м. Сахалин (Новая Земля)—м. Русский Заворот.

а — температура (° С); *б* — нитриты (мг/л); *в* — нитраты (мг/л); *г* — фосфаты (мг/л).

На станциях, расположенных в юго-восточном районе Центральной впадины, глубины превышали 200 м. Несмотря на более западное расположение и значительный прогрев поверхностного слоя, придонная температура была низкой и даже отрицательной. Как на станциях, расположенных в районе Новоземельского желоба, так и в данном районе в результате расслоения водной толщи распределение питательных солей было схожим. Однако, если на станциях Новоземельского желоба в придонном слое были обнаружены нитриты в количествах 2.9—6.0 мг N/л, то в юго-восточном районе они обнаружены не были, так как, опускаясь почти в 300-метровую толщу, отмершие организмы успевают разложиться и нитритная форма азота в придонном слое не обнаруживается.

Распределение гидрохимических элементов в юго-восточной части Баренцева моря показывает, что в августе—сентябре повсеместно наблюдалось увеличение относительного содержания кислорода, повышение активной реакции, почти полное потребление нитратного и нитритного

Таблица 4

Вертикальный ход температуры (°C), нитритов, нитратов и фосфатов (мг/л) на некоторых станциях юго-восточной части Баренцева моря в августе—сентябре 1959 г.

Канинско-Чешско-Печорский район

Горизонт	Ст. 752, 15 VIII, гл. 30 м				Ст. 756, 15 VIII, гл. 50 м				Ст. 758, 16 VIII, гл. 52 м				Ст. 761, 17 VIII, гл. 21 м				Ст. 764, 17 VIII, гл. 40 м				Ст. 766, 18 VIII, гл. 32 м			
	t	NO_2	NO_3	P	t	NO_2	NO_3	P	t	NO_2	NO_3	P	t	NO_2	NO_3	P	t	NO_2	NO_3	P	t	NO_2	NO_3	P
0 м	10.27	0	0	8.0	8.45	0	0	3.8	8.66	0	5	1.2	9.17	0	0	1.2	7.62	0	0	1.9	7.42	0	0	0
10 м	10.34	0	0	8.0	8.32	0	0	3.8	7.52	0	0	0.3	9.22	0	0	1.5	7.56	0	0	1.9	4.73	0	0	1.6
25 м	10.21	0	0	8.3	4.67	0.7	0	4.3	6.68	0	0	0.8	—	—	—	—	4.19	0	0	1.9	—	—	—	—
Придонный слой	—	—	—	—	4.11	1.1	0	6.7	4.49	0.7	0	5.8	9.17	0	0	1.5	3.90	0	0	3.5	1.72	0.6	10	11

Район Новоземельского желоба

Горизонт	Ст. 767, 18 VIII, гл. 97 м				Ст. 773, 20 VIII, гл. 195 м				Ст. 798, 3 IX, гл. 143 м				Ст. 813, 6 IX, гл. 140 м				Ст. 817, 6 IX, гл. 125 м			
0 м	6.36	0	5	0.5	7.93	0	0	0	7.64	0	0	0	7.38	0	0	0.5	7.56	0	0	0
10 м	5.73	0	0	0.5	7.94	0	0	0	7.69	0	0	0	7.39	0	0	0.8	7.53	0	0	0.4
25 м	2.08	0	0	4.3	2.44	0.8	10	2.3	5.77	0	0	0.4	7.76	0	0	1.4	7.52	0	0	0.4
50 м	1.22	3.9	20	21	0.40	0	0	1.8	0.05	0.9	0	2.3	0.94	0	0	1.4	2.54	2.8	60	19
100 м	—	—	—	—	—0.22	2.8	60	27	—1.68	2.9	30	18	—1.54	2.7	50	21	1.39	6.5	80	23
Придонный слой	0.43	2.9	30	25	—1.87	3.2	80	46	—1.80	2.9	80	34	—1.80	3.0	100	31	0.50	6.0	60	29

Юго-восточный склон Центральной впадины

Горизонт	Ст. 457, 9 IX, гл. 255 м				Ст. 458, 9 IX, гл. 280 м				Ст. 418, 10 IX, гл. 225 м				Ст. 419, 10 IX, гл. 266 м				Ст. 420, 10 IX, гл. 270 м			
0 м	8.14	0	0	1.8	7.71	0	0	0.1	7.60	0	0	0.8	7.49	0	0	0.4	7.60	0	0	0
10 м	8.05	0	0	1.8	7.68	0	0	0.1	7.66	0	0	1.5	7.42	0	0	0.1	7.57	0	0	0.8
25 м	8.06	0	0	1.9	7.73	0	0	0.8	7.64	0	0	1.6	7.47	0	0	1.5	7.52	0	0	1.1
50 м	5.44	2.8	5	12	4.53	3.5	30	20	4.17	3.7	15	24	3.73	2.3	30	21	3.95	4.4	30	24
100 м	3.90	0.9	30	23	2.97	0.5	60	23	3.10	3.0	30	24	2.56	1.1	30	24	2.49	1.0	50	25
Придонный слой	1.08	0.4	40	32	—0.34	0	60	31	—0.20	0	50	31	—0.46	0	80	30	—0.43	0	90	30

азота и незначительные величины фосфатов в трофогенном слое. Наблюдаемая картина характерна для периода довольно интенсивного развития биологических процессов в море.

ЛИТЕРАТУРА

Б р у е в и ч С. В. 1931. Гидрохимические работы Государственного океанографического института в Баренцевом море в 1927—1930 гг. Докл. 1-й сессии Гос. океаногр. инст., вып. 1.

Б р у е в и ч С. В. 1948. Очерк гидрохимии Баренцева моря. Тр. Гос. океаногр. инст., вып. 10 (22).

Б р у е в и ч С. В. 1954. Нитриты и нитрификация в море. Тр. Инст. океанолог. АН СССР, т. VIII.

(В е р ж б и н с к а я Н.) V e r j b i n s k a j a N. 1932. Observation on the nitrite changes in the Barents Sea. J. Conseil perman. internta. explorat. mer., vol. VII, № 4.

В о р о н к о в П. П. 1941. Гидрохимический режим залива Петра Великого Японского моря. В сб.: Вопросы химии моря, Гидрометеоиздат, Л.—М.

З е л и к м а н Э. А. 1961. К планктической характеристике юго-восточного сектора Баренцева моря. В сб.: Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Восточного Мурмана, Мурманское книжн. изд.

К н и п о в и ч Н. М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод. Пищепромиздат. М.—Л.

К о н д р а ц о в а О. Ф. 1966. Некоторые данные о температуре воды в южной части Баренцева моря в августе—октябре 1959 г. Наст. сб.

(К р е п с Е., Н. В е р ж б и н с к а я) K r e p s E., N. V e r j b i n s k a j a. 1930. Seasonal changes in the phosphate and nitrate content and hydrogen jon concentration in the Barents Sea. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, vol. V, № 3.

(К р е п с Е., Н. В е р ж б и н с к а я) K r e p s E., N. V e r j b i n s k a j a. 1932. The consumption of nutrient salt in the Barents Sea. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, vol. VII, № 1.

П р е о б р а ж е н с к и й Ю. В. 1947. Гидрометеорологическая характеристика Баренцева моря. Гидрометеоиздат, Л.

Р у к о в о д с т в о по химическому анализу морских вод. 1950. Гидрометеоиздат, Л.—М.

Ф е д о с о в М. В., А. Л. М и н к и н а и И. А. Е р м а ч е н к о. 1960. Условия формирования гидрохимического режима и первичной продуктивности Баренцева моря. В сб.: Вопросы промысловой продуктивности морей. Изд. журн. «Рыбное хозяйство», М.

Ч е р н о в с к а я Е. Н. 1958. Режим биогенных элементов в прибрежной зоне Восточного Мурмана. В сб.: Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана, Изд. АН СССР, М.—Л.